

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin

unter Mitwirkung von

Prof. Dr. Hans Schinz in Zürich.

Band XXV.

Zweite Abteilung:

Systematik, Pflanzengeographie, angewandte Botanik etc.

Mit 230 Abbildungen im Text.



1909
Verlag von C. Heinrich
Dresden - N.

Inhalt.

Monographie des Eléagnacées.

Par

Camille Servettaz

Docteur ès Sciences.

Première partie.

Systématique.

Avec 15 figures dans le texte.

Elaeagnaceae.[1])

Elaeagni Adanson: Fam. pl. II, p. 77 (1763).

Elaeagnoideae Ventenat: Tabl. du Règne végét. II, p. 232 (1794).

Elaeagneae Batsch: Tabl. aff. p. 183 (1802). A. Richard: Mon. des Eléagnées in Mém. de la Soc. d'Hist. nat. de Paris, I, pp. 375—408, tab. 24, 25 (1823). Bartling: Ord. nat. p. 113 (1830). Endlicher: Gen. Plant. p. 333 (1838).

Elaeagnoideae Link: Enum. hort. berol. II, p. 422 (1822).

Elaeagnideae Dumortier: Anal. fam. p. 15 et 18 (1829).

Elaeagnaceae Lindley: Veget. kingd. p. 257 (1847). Schlechtendal, in D.C. Prodr. XIV, p. 606 (1857). Baillon: Hist. des Plantes, tome II, p. 487 (1879). Bentham et Hooker: Gen. Pl. III, p. 204 (1880). Engler et Prantl (Gilg): Die nat. Pflanzenfam. III, 6a, pp. 246—251 (1894). Van Tieghem: Traité de botanique, p. 1414 (1884). L'œuf des plantes in Ann. des Sc. nat. 8ème Série, tome XIV (1901). Engler: Syllabus der Pflanzenfam. (1903).

Frutices, rarissime arbores; ramis alternis vel oppositis, squamis ferrugineis vel argenteis, primo anno dense tectis dein glabris, interdum spinescentibus, vere vel autumno crescentibus.

Folia alterna, rarius opposita, simplicia, penninervia, integerrima, breviter petiolata, stipulae nullae.

---

[1]) Abréviations: H. B. = Herbier Boissier; H. Del. = Herbier Delessert; H. D. C. = Herbier De Candolle; H. b. B. = Herbier du Jardin bot. de Berlin; H. M. P. = Herbier du Muséum de Paris; H. L. B. = Herbier du Muséum de Leyde; H. H. P. = Herbier du Jardin bot. de S. Pétersbourg; H. Kew = Herbier du Jardin bot. de Kew.

Les dimensions des feuilles sont ainsi indiquées: 8. 50. 16, pour: longueur du pétiole = 8 mm; longueur du limbe = 50 mm; largeur du limbe = 16 mm

Flores hermaphroditi vel dioici, basi vel in apice ramorum juniorum siti, nunc in axilla juvenilium foliorum nunc in axilla bractearum linearium deciduarum, solitarii vel aggregati, sessiles vel pedicellati, squamis argenteis vel luteis vel ferrugineis, dense tectis, saepe fragrantes. Perigonium inferum simplex, rarius usque ad basin bipartitum (diphyllum) plerumque longius breviusve tubulosum, limbo bi vel quadrupartito, saepissime intus luteo colorato. Discus tubum perigonii investiens ad faucem vario modo prominens, rarius ex glandulis octo constans. Stamina rarius libera, plerumque cum perigonio connata et ejus lacinia numero aequalia et alterna, ramis nunc oppositis nunc alternis; filamentorum libera parte saepe brevissima. Antherae biloculares, duplici rima dehiscentes, dorso affixae. Pollen obsolete trigonum. Pistillum simplex, liberum; ovarium liberum in perigonii tubo inclusum, uniloculare; ovulo unico, anatropo, erecto; stylus erecto, elongatus, simplex, inferne nudus, superne major, unilateraliter apice stigmatosus.

Fructus unilocularis, monospermus; pericarpio membranaceo, tenui; induvio e tubo perigonii accrescente orto plus minus carnoso, intus osseo vel membranaceo, saepe octocostato vel prorsus carnoso, acidulus vel insipidus, lutescens vel ruber, interdum edulis; limbo perigonii deciduo v. obsoleto.

Ovulum erectum, anatropum; funiculo nullo vel brevissimo basali; embryo rectus ex albuminosus vel albumine angusto cellulis uni vel biserialibus indutus; radicula infera; cotyledones crassi; plumula minuta.

Radices tuberculis iis Leguminosarum haud dissimilibus instructae.

Hab. Arbores et frutices Asiae tropicae et subtropicae, in Europa et America boreali rariores, in America tropica rarissimi.

Division de la famille.

Tribu I. *Hippophaeae.* Floribus dioicis; induvio fructus prorsus carnoso.	1. Staminibus sessilibus, basifixis (4); disco subnullo; perigonio bi-partito; foliis ramisque alternantibus. *Hippophae.* (1 species — Europa, Asia, 30—66 lat. sept.) 2. Staminibus longe pedicellatis, dorsofixis (8) cum totidem glandulis alternantibus; perigonio 4 — partito; foliis ramisque oppositis. *Shepherdia.* (3 species — Am. bor.)
Tribu II. *Elaeagnae.* Floribus hermaphroditis; fructu induviato, drupaceo.	Floribus hermaphroditis; staminibus 4, perigonio adnato, lobis alternis; fructu induviato semi carnoso et semi membranaceo vel osseo et carnoso. *Elaeagnus.* (38 species — Europa merid. Asia media et tropica, Malaisia, Australia.)

Historique.

La famille des Eléagnacées tient son nom du genre le plus important qui sert à la composer, le genre *Elae-*

agnus. Le terme *Elaeagnus* vient du mot grec *Ελαιαγνος*, dénomination appliquée par Théophraste à une plante qu'il avait observée sur les rives du lac Orchomène en Béotie et qui doit être notre *Elaeagnus hortensis* M. B. ssp. *angustifolia*. Les érudits ne sont pas d'accord sur la composition du mot *Ελαιαγνος*: pour les uns, ce mot signifie vigne palustre et pour les autres olivier-vigne, des mots grecs *Ελαια* (olivier) et *αγνος* (Gattelier agneau-chaste = *Vitex agnus castus*, plante du littoral méditerranéen).

Nous ne nous appliquerons pas à trancher ce différend, mais nous ferons remarquer que la racine *vigne* rappelle la forme du fruit qui est rouge et de la grosseur d'un grain de raisin, et que la racine *olivier* indique une similitude de feuillage entre l'olivier et l'*Elaeagnus angustifolia* L. Nous retrouvons, du reste, la même idée dans les dénominations vulgaires de cette dernière plante: en français *Olivier de Bohême*, en allemand *Oelweide*, en italien *Olivello spinoso*.

La famille des Eleagni a été établie en 1763 par Adanson (Fam. pl.), mais elle était beaucoup plus vaste qu'aujourd'hui. A. L. de Jussieu, dans son Genera Plantarum (1789), maintient d'abord les nombreux genres préexistants; puis, guidé par les travaux de Gaertner, dans son premier mémoire sur les Caractéres généraux des familles tirés des graines (Ann. du Muséum, vol. V, p. 222), il élimine des Eleagni, les genres *Thesium*, *Nyssa*, *Terminalia*, *Bucida*, etc., mais il est curieux de signaler qu'il écarte aussi le genre *Hippophae* dont l'ovaire est libre du genre *Elaeagnus* dont il croit l'ovaire adhérent.

C'est R. Brown, dans son Prodromus Florae Novae Hollandiae qui a montré la non-soudure de l'ovaire des *Elaeagnus* et qui, des genres éloignés par A. L. de Jussieu, a constitué la famille des Santalacées et celle des Combrétacées.

Les Eléagnacées ne comprennent plus alors que les deux genres *Hippophae* et *Elaeagnus*, mais presque en même temps l'un que l'autre, Rafinesque (1817). Am. Month. Mag. 2, p. 176 et Nuttal (1818): Genera of North. Am. Plants, font avec raison un genre distinct de l'*Hippophae canadensis* Pursh et le dénomment, le premier *Lepargyrea*, le second *Shepherdia*. Nous conserverons le nom *Shepherdia* suivant les conventions adoptées.

En 1823, Richard écrit une courte monographie des Eléagnacées (Mém. de la Soc. d'Hist. nat. de Paris, I, 375—408, t. 24—29), soit une douzaine d'espèces et 4 genres, car il ajoute à tort le genre *Conuleum* qui est une Monimiacée comme l'indique Baillon.[1])

Ces 4 genres sont cependant conservés par von Schlechtendal qui, en 1850, écrit pour le Prodromus D. C. (Prodr. XIV, p. 606—616) une nouvelle monographie, et cet auteur ajoute comme genres douteux, le genre *Octarillum* de Loureiro et le

---

[1]) Baillon: Histoire des Plantes. II, p. 487 (1879).

genre *Aextoxicon* de Ruiz et Pavon; soit 6 genres et une trentaine d'espèces.

En 1860, il complète cette monographie dans Linnaea XXXII, en décrivant de nouvelles plantes.

Voici les descriptions données par Loureiro du genre *Octarillum* et de son unique espèce: *Octarillum fruticosum*, dans Flora Cochinchinensis, p. 113 (1790).

„G. 34. *Octarillum* — Cal. nullus, cor. monopetala, hippocrateriformi, supera; tubo 4-gono, brevi; limbo 4-partito; laciniis acutis carnosis — Stam: filamenta 4, brevissima, ori tubi insistensia; antherae oblongae, 2. loculares, incumbentes — Pist: germen oblongum; stylus turbinatus, longior staminibus; stigma crassiusculum. Peric: baccam oblonga-ovata, aquosa, 1-sperma — Sem. 1, oblongum, arillatum, membrana tenaci, octogona."

„Sp. I. — *Octarillum fruticosum.* — Foliis lanceolatis, alternis, pedunculis axillaribus, solitariis. Habitus: Frutex, lignosus, magnus, erectus; ramis scandentibus, inermibus. Folia lanceolata, glabra, integerrima, alterna. Flos albus, pedunculis 1-floris, solitariis, axillaribus. Bacca rubra. Habitat in sylvis Cochinchinae."

Ces descriptions, si courtes et si incomplètes qu'elles soient, nous portent cependant à écarter définitivement le genre *Octarillum* de la famille des Eléagnacées. En effet, les feuilles de l'*Octarillum fruticosum* sont glabres, et l'on sait combien la présence de poils écailleux est constante dans toute la famille des Eléagnacées; d'autre part, la graine est arillée, ce qui constitue une autre différence très importante.

Si, à ces remarques, nous ajoutons que ce genre douteux n'est connu que par les descriptions que nous venons de reproduire, on comprendra encore mieux qu'il convient de l'éloigner de la famille des Eléagnacées, et sans qu'il soit possible de le rattacher avec certitude à une famille quelconque, faute de renseignements suffisants. Cependant, nous ferons remarquer que sa graine est arillée comme celles des Connarées, plantes de l'Asie tropicale, parfois unicarpellées.

Si l'on examine maintenant le genre *Aextoxicon* (1 espèce, *Aextoxicon punctatum*. Chili), on voit que les *Aextoxicon* comme les Eléagnacées sont recouverts de poils peltés, mais qu'ils s'en distinguent par des caractères très importants: ainsi, chez l'*Aextoxicon punctatum*, le périanthe est formé de trois séries d'enveloppes caduques à préfloraison imbriquée, le réceptacle est à peine concave, l'ovaire contient 2 ovules collatéraux et descendants, caractères que l'on ne retrouve pas chez les Eléagnacées.

Le genre *Aextoxicon* a été rapporté aux Monimiacées par Decaisne, aux Ilicinées par Miers et plus justement suivant nous aux Euphorbiacées (tribu des Phyllanthées) par Endlicher, Grisebach, Bentham et Hooker.

Quant au genre *Conuleum*, il appartient comme nous l'avons déjà dit aux Monimiacées, et la famille des Eléagnacées nous paraît réduite aux 3 genres: *Hippophae*, *Shepherdia* et *Elaeagnus*.

Tribu I. Hippophaeae.

Hippophae L.[1])

Linné: Gen. (ed. 1764) p. 517, no. 1106. Gaertner: De fructibus, I. p. 199, t. 42 (1788). Jussieu: Gen. p. 75 (1789). A. Richard: Monogr. des Eléagnées (1823). Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 607 (1857) et in Linnaea XXXII, p. 296 (1863). Baillon: Hist. des Plantes, t. II, p. 487 (1879). Engl. et Prantl (Gilg): Die Pflanzenf. p. 246 (1894). D. Brandis: Indian Trees, p. 546 (1906). Servettaz in Bull. Herb. Boissier, 2eme S. t. VIII, p. 382 (1908).

Syn.: *Rhamnus secundus* Clusius: Hist. 11, p. 110 (1659). *Rhamneoïdes* Tournefort: Institut. Coroll. p. 52 (1703). *Oleaster* Heist.: Syst. II, 16 (1748). *Osyris rhamnoïdes* Scop.: Fl. cam. 2, p. 261 (1772). *Rhamnoïdes Hippophaē* Moench: Method. p. 343 (1794). *Hippophaēs* St. Läger: in Ann. Soc. bot. Lyon, VII (1880).

Frutices, ramis saepius spinescentibus.

Foliis alternis linearibus utrinque argenteis, sessilibus.

Floribus dioicis, anomalis hermaphroditis, ad basin ramulorum brevium lateralium amenta mentientium dispositis; fl. masculis valde praecocibus, in axillis bractearum deciduarum sessilibus; perigonio diphyllo, staminibus 4, filamentis subnullis, antheris oblongis utrinque obtusis; fl. foemineis in axillis foliorum solitariis breve pedicellatis; perigonio utriculoso, angusto, leviter bifido; pistillo simplici, perigonio praeter stigma exsertim incluso; ovario uniloculari, uniovulato; stylo brevi, stigmate elongato, acuto.

Fructus: akenium, perigonio increscente et succulento valde acido indutus. Semine unico, obovoideo, nitido, castaneo, fusco, sulco unico laterali percurso. — 1 species.

Hab. Europam et Asiam, 30⁰—67⁰ lat. sept.

1. Hippophae rhamnoides (Linné) Servettaz.

I. Foliis haud tomentosis, subsessilibus, planis haud sulcatis, margine non revoluto; petiolo, 0—1 mm; ramis valde spinescentibus et rigidis.

a) foliis, 3—6 cm longis, supra argenteo viridibus.

ssp. *eu-rhamnoides* Servettaz.

b) foliis, 1—2 cm longis, supra dense argenteis.

ssp. *thibetana* (Schlecht.) Servettaz.

II. Foliis tomentosis; petiolo, 2 mm longis; lamina, 7—9 cm longa, sulcata, margine revoluto; ramis elongatis minime spinescentibus et rigidis.

ssp. *salicifolia* (Don) Servettaz.

Arbrisseau épineux, dioïque, habituellement élevé de 1 m, 50 à 3 m. en France, mais pouvant acquérir, en certains cas une taille de 8 à 9 mètres, devient rabougri sur les hauts plateaux du Thibet et dans les steppes du sud de la Sibérie. Rameaux spinescents à entrenœuds alternativement courts et allongés,

[1]) De Hippos (*cheval*) et paos (*splendeur*): employé autrefois dans l'art vétérinaire; ou de Hippos (*cheval*) et de phaô (*je tue*): les fruits étant employés à la destruction de la vermine des animaux. Cette dernière étymologie est donnée par Coste: Fl. de France, III, p. 220.

d'abord verdâtres, puis ferrugineux quand ils sont jeunes, deviennent ensuite d'un blanc argenté par l'effet de la décoloration et de l'évidement des poils dont ils sont recouverts.

Ces poils écailleux, fortement apprimés contre la tige, constituent quand ils sont remplis d'air un revêtement luisant, uni, d'un blanc très vif et d'un bel effet; après leur chute, la tige prend un aspect gris-fer avec des reflets nacrés dus au décollement de la cuticule recouvrant les cellules épidermiques.

L'épiderme persiste pendant 2 ou 3 ans, durée après laquelle il se fendille, se divise en fragments qui s'enroulent sur leurs bords et finissent par tomber.

Les branches âgées ont l'aspect de cymes bi ou tri-chotomiques, chaque point de ramification marquant une année; en effet, vers la fin de l'été, le bourgeon terminal de la branche perd de son activité, donne des feuilles de plus en plus étroites et finit par périr, le plus souvent après avoir donné une pointe dure et aiguë. Au printemps suivant, les bourgeons situés immédiatement au-dessous de cette pointe se développent plus vite que les autres et 2 ou 3 d'entre eux, prenant une grande avance, assurent l'allongement de la branche qui se trouve ainsi formée au bout de quelques années par une suite de rameaux sympodiques dont les plus jeunes sont situés à la périphérie de l'arbuste.

Feuilles caduques, naissant au printemps, papyracées, allongées et très étroites, obtuses ou subaiguës aux 2 extrémités, argentées des deux côtés, mais beaucoup moins sur leur face supérieure qu'à la face inférieure, celle-ci prenant une teinte roussâtre au début de l'automne, sessiles ou courtement pétiolées (pétiole de 0—2 mm), à limbe plus ou moins grand suivant l'habitat, longues de 1—2 cm sur les hauts plateaux du Thibet, de 3—6 cm en Europe et dans les régions moyennes de l'Asie, de 6—8 cm sur le versant méridional de l'Himalaya.

Fleurs dioïques. Les fleurs mâles, 4—6 par ramule, commencent à se former dans de gros bourgeons ferrugineux, arrondis, donnant après la chute des feuilles un aspect caractéristique à la branche. Il est alors facile de distinguer à première vue un rameau mâle d'un rameau femelle, les bourgeons à fleurs mâles étant beaucoup plus gros et de forme plus arrondie que les bourgeons à fleurs femelles. Les fleurs mâles se développent dès les premiers beaux jours du printemps (mars—avril), et en s'allongeant prennent l'aspect de petits cônes pyramidaux formés d'un axe autour duquel sont disposés suivant le mode $^2/_5$ de courtes et larges bractées caduques à bords relevés, portant à leur aisselle les jeunes fleurs mâles qui sont solitaires. Celles-ci sont formées: 1. d'un périgone subsessile, composé de deux lobes ovales, arrondis, nettement séparés jusqu'à la base de la fleur. Ces lobes sont minces, revêtus de poils argentés et ferrugineux à l'extérieur, glabres et d'un vert-jaunâtre à l'intérieur; la région suivant laquelle ils se réunissent au réceptacle est glanduleuse, constitue un disque diffus et présente une légère dépression vers le centre (long. des lobes, 2—4,5 mm); 2° de 4 étamines subsessiles, basifixes dont deux sont opposées

aux lobes et dont les deux autres alternent avec eux. Les étamines sont égales entre elles, un peu plus courtes que les lobes, et leurs anthères, étroites et allongées, s'ouvrent par deux fentes longitudinales tournées vers l'intérieur de la fleur. Les grains de pollen sont subsphériques, présentent 3 plis et 3 pores. Les fleurs mâles tombent par rupture du pédicelle après avoir donné leur pollen.

Ces fleurs présentent de nombreuses anomalies et peuvent devenir hermaphrodites ou même complètement femelles. Elles deviennent: 1. *hermaphrodites*, (a) par l'adjonction au centre de la fleur d'un carpelle rappelant l'unique carpelle de la fleur femelle; (b) par la modification d'une ou de plusieurs étamines en carpelles avec présence ou absence d'un carpelle central; 2. *femelles*, (a) par la présence d'un carpelle central et avortement des étamines, (b) par développement des étamines en carpelles avec ou sans carpelle central.

Ces anomalies se rencontrent surtout et assez fréquemment à l'extrémité des rameaux des plantes jeunes et bien nourries, et les formes qui en résultent se rapprochent d'autant plus du type femelle qu'elles sont plus voisines et du sommet de l'inflorescence et de l'extrémité du rameau. (Cf. Deuxième partie: Anatomie et Biologie.)

Les fleurs femelles (6—12) par ramule sont un peu moins précoces que les fleurs mâles et, comme nous l'avons déjà dit, les bourgeons qui leur donnent naissance sont plus petits que ceux des fleurs mâles; leur développement est en outre différent, car, au lieu de donner un cône formé de bractées brunâtres, larges et courtes, ces bourgeons organisent aussitôt un ramule allongé, pourvu de feuilles linéaires, à l'aisselle desquelles on trouve les fleurs femelles. Celles-si sont solitaires, portées par un court pédicelle (1—2 mm) et comprennent: 1. un périgone tubuleux, ellipsoïde, allongé, à parois épaisses, recouvert de poils argentés et ferrugineux. Ce périgone, composé de deux pièces presque entièrement soudées, marquées vers le haut par deux lobes minuscules, longs de 1 mm à peine, donne naissance à la base et à l'intérieur de ces lobes, à de nombreux poils fasciculés remplissant l'espace annulaire qui existe entre le style et ses propres parois. Ces poils, en s'opposant à l'entrée de la poussière et de l'eau à l'intérieur du périgone, jouent un rôle très utile à la conservation de la fleur (long. du périgone, 3—4 mm); 2. un carpelle uniovulé, formé: (a) d'un ovaire subsphérique, libre, glabre; (b) d'un style court portant quelques poils étoilés et parcouru par un léger sillon correspondant à la ligne de suture du carpelle; (c) d'un stigmate très développé en forme de lame aplatie très papilleuse sur l'une de ses faces seulement.

L'ovule est ascendant, anatrope, bitegminé, apparemment fixé sur le plateau réceptaculaire, et son plan de symétrie est perpendiculaire à celui du carpelle.

Nous avons rarement constaté la présence de deux carpelles dans une seule fleur, mais il y a fréquemment deux ovules par carpelle et placés dos à dos, c'est-à-dire raphé contre raphé.

Le fruit proprement dit est un akène à péricarpe mince, translucide, résultant de l'écrasement et de la dessication des parois de l'ovaire. Il présente deux lignes jaunâtres longitudinales, l'une dorsale et l'autre ventrale, correspondant à la nervure médiane et aux faisceaux marginaux de la feuille carpellaire. Ce fruit est entouré par une induvie ou faux-fruit provenant de l'épaississement des parois du périgone; d'abord ellipsoïde et recouvert d'écailles ferrugineuses, le faux-fruit devient subsphérique, rouge-orangé et presque glabre à la maturité (sept.—oct.). Il est alors entièrement charnu, de consistance molle, homogène, et s'écrase facilement sont les doigts en laissant couler un liquide rougeâtre fortement chargé d'acide malique. Ses épidermes interne et externe sont très minces, transparents et ne portent que quelques poils vers le haut au voisinage des deux lobes desséchés du périanthe. Les fruits de l'*Hippophae rhamnoides* pendent au nombre de 5 à 6 à la base dénudée des rameaux de l'année et sont du plus gracieux effet ornemental quand ils sont mûrs. Baillon, dans son Histoire des Plantes, dit qu'ils contiennent un principe vénéneux, mais nous en avons vu consommer en assez grande quantité sans aucun inconvénient par des enfants qui les appréciaient pour leur saveur acide. On nous a aussi rapporté qu'ils étaient employés en Angleterre dans la confection de certaines sauces et que les Finlandais les mangeaient après les avoir cuits. En Savoie, aux environs d'Annecy, de Rumilly (Etercy) et de Seyssel, ils passent pour guérir les dartres, et, en certains pays, leur pulpe serait utilisée à débarrasser les animaux domestiques de leur vermine. Enfin, nous avons constaté qu'ils étaient recherchés par quelques oiseaux, merles, grives, geais, etc., pour lesquels ils peuvent servir d'appât (long. de l'induvie, 5—8 mm; long. du pédoncule, 4—5 mm).

Il n'existe qu'une seule graine, rarement deux par carpelle. Cette graine est ovoïde, plus ou moins atténuée du côté du hile, d'aspect lisse et luisant, et son micropyle est bien ouvert; latéralement, elle porte de part et d'autre un sillon qui a été imprimé par la pression des nervures de l'ovaire pendant son accroissement. Les racines de l'*Hippophae rhamnoides* sont pourvues de nodosités qui, en certains cas, forment des amas de la grosseur d'une noix; elles se plaisent dans un sol très aéré, sableux, graveleux, un peu imprégné d'eau: alluvions torrentielles et éboulis, où elles tracent à 10 cm environ de la surface du sol en drageonnant activement. Elles supportent une assez forte proportion de sel dans les sables côtiers. Par ses racines, l'*Hippophae rhamnoides* constitue un excellent agent de fixation des sables, des graviers délaissés le long des torrents et même des dunes (dunes d'Ostende), en même temps qu'il contribue à la formation du sol végétal, soit en l'enrichissant de ses débris (mortification des racines reliant les drageons, fixation de l'azote de l'air? par les nodosités des racines, débris de feuilles, etc.), soit en favorisant la végétation de nombreuses plantes: graminées, mousses, lichens, etc. . . . qui vivent à son abri.

On peut aussi très efficacement augmenter cette action en mettant le feu tous les trois ou quatre ans à la broussaille, à l'arrière-automne ou à la fin de l'hiver, de préférence à un moment ou le sol est bien saturé d'eau, afin d'éviter la destruction des racines, car celles-ci, même privées de leurs tiges conservent la propriété de drageonner et repeuplent le terrain de jeunes plants très vigoureux.

Pour fixer rapidement une île de gravier, nous conseillons donc d'y planter, à une distance de 4 à 5 m les uns des autres, des drageons d'*Hippophae rhamnoides*; les vides se comblant d'eux-mêmes au bout de peu de temps par la production de tiges adventives sur les racines.

Il est très facile de se procurer ces drageons, mais on peut aussi obtenir des plants par semis, auquel cas on mettra les graines en terre au printemps et en ayant soin de les couvrir très peu. Les graines semées en automme pourrissent en grande partie et l'hypocotyle de celles qui sont enfoncées trop profondément ne pouvant arriver à la surface du sol, la jeune plantule ne tarde pas à périr.

Si nous entrons dans ces détails, c'est que nous sommes convaincu des grands services que l'*Hippophae rhamnoides* peut rendre dans l'aménagement et la mise en valeur des terrains abandonnés par les eaux, ainsi que l'on peut s'en rendre compte aux environs de Thonon (H^te^ Savoie) par l'observation du cône de déjection de la Dranse, à son embouchure dans le lac Léman, cône dont les terrains mouvants ont déjà été fixés en grande partie ou sont en voie de fixation par le pullulement naturel de l'*Hippophae rhamnoides*.

Hab. — L'*Hippophae rhamnoides* ne s'écarte guère des cours d'eau et peut s'élever jusqu'à 2000 m en Europe et 5000 m sur les flancs de l'Himalaya. On le trouve dans les régions tempérées et froides de l'Europe et de l'Asie, entre le 30⁰ et le 67⁰ de latitude nord. Cette aire géographique est des plus vastes et comprend des climats divers auxquels correspondent différentes formes d'adaptation dont la plupart ont reçu des noms spécifiques, ex. *Hippophae thibetana* Schlecht., *H. salicifolia* Don. Ces formes nous ayant paru reliées à la forme la plus répandue (ssp. *eu-rhamnoides*) par des intermédiaires, et occupant des aires contiguës à la sienne, nous les avons réunies sous le nom d'*Hippophae rhamnoides* avec d'autant plus de certitude que leurs caractères particuliers morphologiques on anatomiques sont de ceux qui peuvent facilement s'expliquer par l'influence du milieu.

H. rhamnoides ssp. **eu-rhamnoides** (Linné) Servettaz, comb. nov.

Linné: Sp. Plant. 1023 (1753). Schwenk: Bot. t. 385 (1760). Jacquin: Observ. 1, p. 45 (1764). Scopoli: Fl. Cam. 2, p. 261 (1772). Kalm: Fl. fenn. no. 565 (1775). Georgi: Beschreib. p. 1342 (1775). Pallas: Flora rossica, II, p. 43 (1784). Stephan: Fl. Mosq. no. 674 (1792). Schkuhr: Handb. t. 321 (1793). Moench: Method. 343 (1794). Marshall a Bieb: Fl. Taur. Caucas. II, p. 417 (1808). De

Lamark et De Candolle: Flore française (1815). Lamark: Illustr. (1741). Trott: Arch. t. 234 (1826). Gaudin: Fl. Helvetica (1829). Ledebour: Flora rossica, III, p. 552 (1831). Flora alt. IV, p. 293 (1833). Meissner: Gen. I, p. 329; II, p. 242 (1836). Colla: Herb. Pedemontanum (1837). Endlicher: Gen. Pl. p. 334, no. 2112 (1840). Loudon: Encyclopedie (1842). Karelin et Kiril: Enum. Pl. Soongor, no. 744 (1842). Wirzen: Tenn. p. 79 (1843). Baxt: Brit. bot. 6 T. 426 (1843). Turcz: Cat. Baïkal, no. 996 (1845). Hohenacker: Enum. Elisabethpol, p. 259 (1846). Trautvetter: Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, p. 87 (1847). Godron: Fl. de France (1848). Schlecht. in D. C. Prodr. XIX, p. 607 (1857) in Linnaea XXXII, p. 296 (1863). Reichenbach: Icon. XVI, f. 1165 (1850). Willkomm: Suppl. Prodr. Fl. Hispaniae (1852). Neilreich: Fl. von Nieder-Oesterreich (1859). Nees: Gen. Pl. fl. germ. 3, no. 19 (1860). Bentham et Hooker: Gen. II, p. 204 (1866). Boissier: Fl. Orient. IV, 1055 (1867). Franchet: Plantae Davidianae (1884). Hooker f.: Fl. Brit. Ind. V, p. 203 (1886). Velenowski: Flora Bulgarica (1891). Dippel: Handb. der Laubhölzer (1893). Blackwell: Index Florae sinensis in Journ. of Lin. soc. (1894). Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2[eme] Sér., t. VIII, p. 382 (1908).

Syn.: *Hippophae rhamnoides* L.: Sp. Pl. 1023 (1753). *Hippophae littoralis* Salisb.: Prodr. 71. *Hippophae sibirica* Hort. ex Steud: Nom. ed. II, 770 (1821). *Hippophaës rhamnoideum* St. Läger in Ann. Soc. bot. Lyon (1880). Nom. vulg.: **France:** *Griset, Faux nerprun, Argousier* (Dauphiné), *Arkosse, Argasse* (Savoie), *Aiguos pinchos* (Provence). **Italie:** *Olivello spinoso, Rhamno, Vetrice marina, Vetrice spinosa.* **Angleterre:** *Willow thorn., Sea Buckthorn.* **Allemagne:** *Sanddorn, Seedorn* (Poméranie), *Besingstrauch* (Marche électorale). **Pays-Bas:** *Rhinbezie* (baies du Rhin), *Dunnbeziedoom* (arbrisseau à baies des dunes). **Russie:** *Obljepicha, Iwotjorn, Ternowick, Talowyjtjorn, Rabitnik,* etc. **Arménie:** *Lapié.*

Frutex vel arbuscula, 1,5—9 m altus; ramis valde spinosis brevibus, rigidis, in primo et secundo anno valde argenteis dein cinereis.

Foliis deciduis, linearibus, angustis, utrinque obtusis, marginibus interdum incurvatis, supra viridibus, subargenteis, squamis latis peltatis rotundatis conspersis, subtus dense argenteis; nervis primariis haud prominentibus; petiolo subnullo, 0—1 mm longo; lamina, 3—6 mm longa, 2—8 mm lata. Floribus et fructibus (v. descr. gen. Hippophae); fl. masculini: lobis, 2,5—3 mm longis; fl. foemineis, 3 mm longis; fructibus, 5—7 mm longis; semine, 4—5 mm. Hab.: Europa, Asia media.

Rem.: La taille de cet arbrisseau, de forme très arrondie, est habituellement de 1 m, 50 à 3 m, 50 en France, mais elle est parfois plus grande (arbustes de 5 à 6 mètres de hauteur de la forêt de Coudrée près Thonon. Treichel[1]) mentionne un *Hippophae* de 9 m 68 de hauteur). Sa spinescence, très forte le long des torrents des Alpes, s'atténue considérablement par la culture et par l'effet de l'âge. Le long des cours d'eau des Alpes, il semble exister deux variétés de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides,* l'une à feuilles très étroites (largeur de 2—3 mm), allongées, très argentées, à fruits ellipsoïdes: var. *minor*; l'autre, à

[1]) Treichel: Ber. über die L. vers. des Westpr. bot.-zool. Vereins zu Elbing. (1881.)

feuilles plus larges (5—5,5 mm) et moins argentées à la face supérieure du limbe (var. *major*). Ces variétés vivent côte à côte dans la vallée de la Dranse (Hte Savoie). Nous avons aussi remarqué que les feuilles de certains spécimens provenant des sables côtiers de la Mer du Nord et de la Baltique avaient des feuilles plus fermes, plus verdâtres, plus larges que celles des spécimens croissant le long des fleuves de l'Europe.

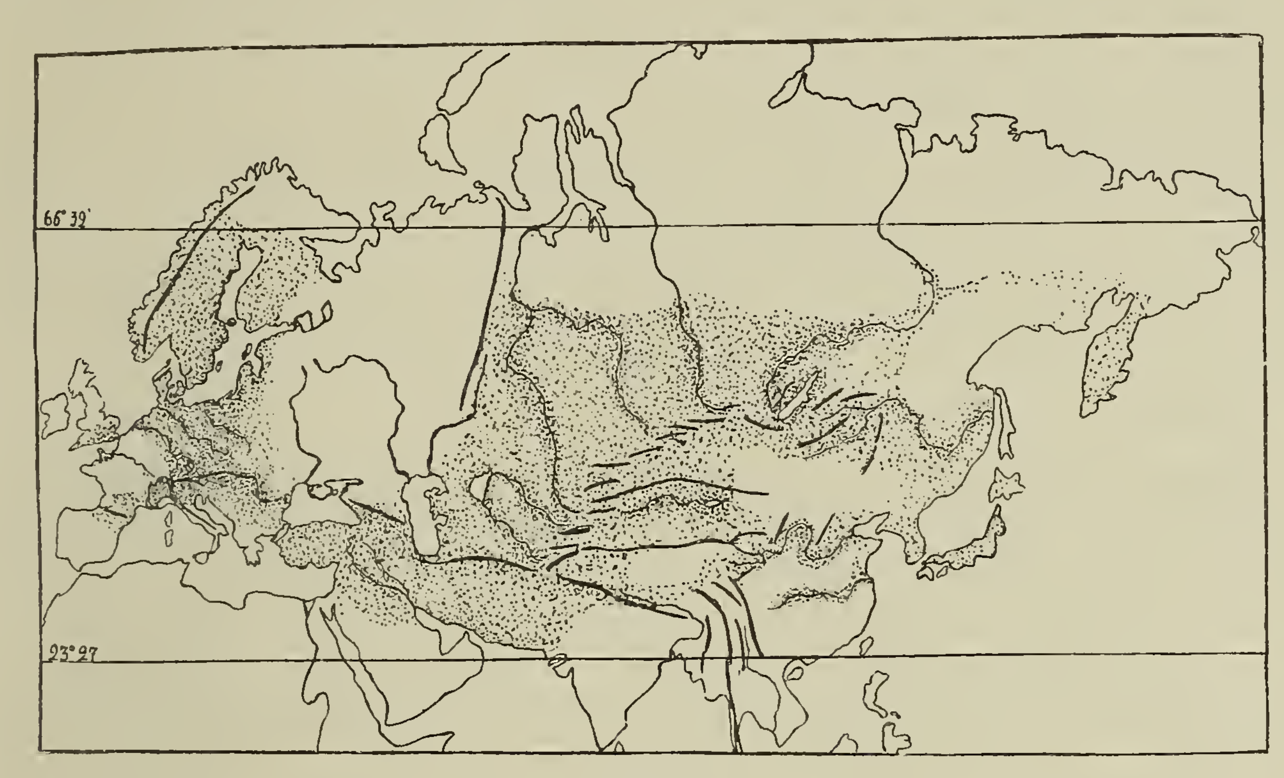


Fig. 1.
Aire géographique de l'*Hippophae rhamnoides* (en pointillé).

Aire géographique. Nous établissons ci-après l'aire géographique de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides*, à l'aide de renseignements puisés dans les ouvrages de floristique ou relevés dans les herbiers (les régions sont énumérées de l'Est à l'Ouest).

Chine: Kansuh, South of Hoang-ho, in H. Kew. Tangutorum, prov. Khansu, in H. B. Mts Kouen Lun et Hanhaï; lac Ku Ku Noor; Dzoungarie (Köppen). Mongolie: près du Yang-Ho dans les lieux secs (no. 2964 Franchet in H. M. P.). Japon, Corée, Sibérie et Mandchourie (F. Höck: Pflanzengeogr.).

Sibérie: Rives de l'Obi (Patrin in H. Del.). Rives de l'Irtysh, Tobolsk, au delà du 58° lat. nord, lac Baïkal et fleuves qui s'y jettent (Ledebour: Fl. Rossica, III). Kamtchatcka (F. Höck: Pflanzengeogr.).

Turkestan: Songoria (no. 576, in H. L. B.). Turkestan von Tackent über Kokan durch das Naryngebiet (Regel in H. B.). Désert des Kirghiz (Led.: Fl. Rossica). Amu-Daria (Regel: Die einheimischen und angebauten Kulturpfl. des oberen Amur-Daria. Gartenflora [1884]). Au Turkestan, jusqu'à 8000 pieds (Capus)[1]. Ferghana (Koopmann: Ferghana's Baum). Vallée de l'Isfaïram, près de Kichlak, d'Outch Kourgane, de Daraout, Altyne Masor, vallée du Kisyl-Sou, de Saouk-Sai (Fedtschenko: Voyage au

[1]) Capus: Indications sur le climat et la végét. du Turkestan. Ann. des sc. nat., 6ème sér., t. XV, p. 199—214. (1883.)

Pamir, Bull. de l'Herb. Boissier. 2. S. t. VI). Vallée de l'Iskander Darja; à la Passe Murra, à 4300 m d'alt. (Franchet.) Bords du Zarafschan (Lehmann).

Indes septentionales: Lahaul, Ladak, Pite, Upper Kunawar, Inner Kamaoon (Brandis: The forest Fl. of North-West and Central India [1894] et in Indian Trees, p. 546 [1906]).

Afghanistan: Kurrum Walley (no. 524 Aitchison in H. B., no. 4382/1 Griffith in H. M. P.). Hindou-Kouch (Köppen).

Perse: In valle Laura in Elbrus (Kotschy in H. Del.). — Iran (F. Höck: Pflanzengeogr.).

Asie Mineure: Sables maritimes, Rhize-Lazistan; vallée supérieure du Kamechly-Tchai; Cappadoce, alt. 1600 m (Balansa in H. Del.). Paphlagonie, Vilajet Kastambuli (no. 5020 Sintenis in H. B.). Trapezunt in H. B. Arménie à Karabagh et Talysch (Köppen). Anatolie (no. 2845 Bornmüller in H. B.).

Arabie: ex F. Höck (Pflanzengeogr.).

Russie d'Europe et Transcaucasie: Maximowicz, Goldbach, Kaufmann, Trautvetter disent que l'*Hippophae rhamnoides* manque dans le centre de la Russie, cependant Pallas (Reise I, p. 17), Georgi (G. ph. Beschr., p. 1342), Stephan (En. stirp. Mosq.) l'ont cité aux environs de Moscou. D'après les recherches les plus récentes[1]), l'*H. rhamnoides* semble réellement faire défaut dans toute la plaine russe, en Crimée, en Podolie et dans le gouv. de St. Pétersbourg. Existe dans le sud de la Bessarabie, sur les bords du Danube, à Belgrade (Tardent), en Courlande (Ferber), en Esthonie et en Livonie (Wiedmann et Weber, Schmidt); aux iles Aland, à Uleaborg en Finlande, jusqu'au 65^0 de lat. nord (Kalm et Wirzen). Il est très répandu dans le Caucase et la Transcaucasie, alt. 0—2000 m, sur le calcaire, l'argile, le trachyte et le porphyre; sur les rives du Kuban, du Terek, de la Mer Caspienne, à Senkora, Astora et Binamar; dans le gouv. de Elisabethpol.[2])

Bulgarie: Ad Pontum, prope Varnum et Burga (Velenowsky: Fl. Bulgarica [1891].)

Autriche-Hongrie: Danube, près de Neubourg in H. Del. In nemoribus ad Grandscha (Fischer in H. D. C.). Im Sande der Tiave bei Narvese (no. 83, in H. L. B.). Auf den Donauinseln, hin und wieder, bei Wien in der oberen Brigittenau, in der Taborau, am Brückenhafen, der großen Donaubrücke, bei Kagran, viel häufiger im oberen Donautale bei Grafenwörth, Theiß, Hollenburg, Krems, Mautern, Dürrenstein, Rossatz, Melk, dann an den Ufern des Inns. In Dörfern und in deren Nähe an Weingartenrändern und -zäunen als Flüchtling der Gärten, auch verwildert, z. B. beim Gasthof Grinzing in Nußdorf (Neilreich: Fl. von Nieder-Österreich [1859].)

---

[1]) Köppen: Geogr. Verbreitung der Holzgewächse des europ. Rußlands und Kaukasus. Bd. I und Bd. II. St. Pet. (1888).

[2]) Schlechtendal in Linnaea XVII, p. 310 (1843), cite la variété: *H. rhamnoides β pycnostachys* sur laquelle nous ne possédons qu'une indication de lieu: croit „in Somchetia, Gouv. Elisabethpol''.

Im Ufersand der Drau, k. k. 98, soll auch im Leithagebirge bei Bruck (Schult. 1320), dann in den Com. Odenburg und Sohl wild vorkommen (Roch Misi 97); an anderen Orten, z. B. in den Com. Preßburg und Neutra, ist dieser Strauch nur ein Flüchtling der Gärten, am Zluti-Zob bei Bodlak in Zölyon. (Neilreich: Flore de Hongrie.). Kartzendorf. (Kronfeld, z. B. Flora Kritzendorf. Bot. Zeit. 32. [1882]). Innsbruck (Gremlich: Öst. bot. Zeit. [1873]). Isar, Inseln (no. 93—98, in H. L. B.).

Allemagne: Duché de Bade (no. 81, in H. L. B.), Jasmund (no. 186, in H. L. B.). Danzig (Bail: Skizze der Flora Danzigs. [1880]). Mecklenbourg: dans tous les limons de la côte ouest (Griewank ex Just's. [1883]). Bords de la Baltique et îles de la Baltique Klimgraff: Westpreuss. Bot.). Prov. Putzig, in H. B. Dunes de la Prusse (Abromeit: Handb. des Deutsch. Dünenbaues. [1899]). Iles du Rhin, près Benfeld, in H. D. C. Ad fluviorum ripas et littora maris (Koch: Synopsis fl. germ. et helvet.).

Suède et Norwége: En petite quantité sur le littoral suédois. (Schlecht.: Linnaea XXX [1860]). Lysekil, prov. Bohulaos (Högrell); Gothland (Anderson). En Norwége, jusqu'à Kirchspiele à 67⁰, 56'; en Suède jusqu'à Haparanda, à 65⁰, 50' (Köppen).

Danemark: Rare au Danemark (Warming: Der psammophile Form. ex Just's. [1888]). Iles de Moen (Schlecht.).

Hollande: Frise (Buchenau: Franz. Fl. der ostfriesischen Inseln). Schweningen, in H. B.

Belgique: Pelouse et coteaux des dunes entre Hoyst et Knocke (no. 792, in H. Del.). Ostende, in collibus arenosis (no. 101, 102, in H. L. B.). Aux environs de Nieuport (Dutrannoit: B. Soc. bot. Belg. 32, p. 22).

Suisse: Bords du lac de Constance (Schröter und Kirchner: Die Vegetation des Bodensees [1902]). En Valais, dans les endroits où la rive du fleuve (Rhône) s'est récemment affermie (Dr. Christ: Fl. de la Suisse). Sur les rives du lac Léman (Durand et Pittier).[1]) Au pied des falaises de Marin, dans le canton de Neuchâtel (Tripet).[2]) Tout le long du Rhône et de l'Arve, sur les pentes argileuses des ravins dans le canton de Genève (A. Lendner).[3])

Italie: En Italie (Cesati et Passerini: Fl. italienne). Tyrol (J. Murr ex Just's. [1888]). Alpes Cottiennes (no. 616 Guignon, in H. L. B.). Dunum inter il Pallone et il Martinetto atque prope Alpinianum (Re: Fl. tor. II, p. 144). Vallée du Pô, in H. B.

France: Littoral de la Manche; vallées du Rhône et du Sud-Est (G. Bonnier: Fl. de France); près de Paris (Rouy ex Just's. [1887]); département du Lot, à Grammont (Malinvaud); sables

---

[1]) Th. Durand et H. Pittier: Cat. de la Flore vaudoise, p. 293.
[2]) Tripet: Bull. de la Soc. des sc. nat. de Neuchâtel, t. XII.
[3]) Lendner, A.: Recherches sur la répartition des espèces ligneuses croissant spontanément en Suisse.

humides dans les dunes de la Méditerranée; dans les Alpes, le long des fleuves et des torrents (de Lamarck et de Candolle: Fl. fçaise); remplit toutes les vallées des Alpes, et descend avec les cours d'eau jusqu'aux bords de la Méditerranée (Godron: Fl. de France); lieux sablonneux et bords des rivières dans les montagnes (Dr. Bouvier: Fl. de Alpes); est abondant dans les îles du Rhône, de Lyon à Bellegarde (P. Gave, inédit); manque dans la région du Jura dont les terrains sont trop calcaires (Durand); mais son absence est particulièrement remarquable dans le bassin du Var où les conditions les plus favorables à sa végétation sont cependant fréquemment réalisées! (J. Briquet, inéd.)

Ancienne Province de Savoie et pays limitrophes: Nos observations personnelles[1]) ayant spécialement porté sur le territoire de l'ancienne province de Savoie (départements de la Savoie et de la Hte Savoie), ainsi que sur les pays voisins de la Suisse appartenant au bassin du lac Léman, nous donnerons pour cette région une étude détaillée de la distribution géographique de l'*Hippophae rhamnoides*.

I. Vallée du Rhône et Rives du lac Léman. (a) Vallée du Rhône. Le long du Rhône; îles et délaissés, de la vallée de Conches, bien au-delà de Brigues jusqu'au lac Léman, et de Genève jusqu'à Lyon avec une interruption à la Perte du Rhône à Bellegarde, à Brigues, Sion, Vernayaz, St. Maurice, Villeneuve, aux environs de Genève: bois de Chancy, Epeisse, la Plaine aux Roches, falaises de Cartigny, Moulin Vert, bois de Chatillon (A. Lendner). (b) Bords du lac Léman. Peu fréquent sur les rives du lac dont la grève est très étroite (lac bordé de terrasses quaternaires anciennes, parfois de rochers à pic comme à Meillerie) et habituellement formée de galets mouvants, fréquemment déplacés et lavés par les vagues; en certains endroits, un terrain trop argileux et compact (tuilerie d'Yvoire) ou trop léger et trop sec (sables impalpables des dunes d'Excenevex), semble également s'opposer à son installation; se rencontre surtout à l'embouchure des torrents qui se jettent dans le lac, mais ne s'en écarte guère. Sur la rive française, à Ripaille et aux Mottets près Thonon (embouchure de la Dranse), à Coudrée (embouchure du Foron), à Marival non loin de l'Hermance. Sur la rive suisse, aux environs d'Ouchy, à Pierrettes, Vidy, Chamblande, route d'Aubonne, à l'embouchure de la Venoge, au bois du Vengeron, près Chambésy.

II. Affluents du Rhône et du lac Léman. (a) en Valais: Sur les bords de la Dranse du Valais jusqu'à Sembrancher, le long du Trient, de la Morge, de la Sionne, de

[1]) Nous avons complété nos observations personnelles à l'aide de renseignements qui nous ont été très obligeamment fournis par Mr. le baron Perrier de la Bathie, Professeur d'agriculture à Albertville; Mr. Beauverd, Conservateur de l'Herbier Barbey-Boissier à Chambésy; Mr. J. Briquet, Directeur du Conservatoire de botanique à Genève; Mr. le Dr. Chabert à Chambéry, Mr. l'abbé Gave à St. Léonard en Valais; Mr. Guinier, Professeur à l'Ecole nationale forestière de Nancy, etc.

la Borgne, de la Riège et de la Viège (P. Gave, inéd.); (b) dans les cantons de Vaud et de Genève: Vallée de l'Aubonne où il n'a été naturalisé que récemment d'après Vetter (Durand, loc. cit); cours inférieur de la Venoge; „est particulièrement abondant le long de l'Allondon, au bas des Grottes et Troix Bellevaux, sur les bords de la Loire, de Soral à Chancy, le long de l'Agnon, du Foron" (A. Lendner, loc. cit.); (c) en Savoie (Hte Savoie et Savoie): 1. Bassin de la Dranse: Très abondant dans le cours inférieur de la Dranse, de son embouchure dans le lac Léman au Pont de la Douceur, où il couvre de ses denses formations une plaine d'alluvions torrentielles qu'il a dejà en partie fixées et où il gravit les berges escarpées qui encaissent la rivière (terrain glaciaire argilo-siliceux) — se rencontre même dans les campagnes environnantes, à quelques kilomètres de là (1—6), sur quelques pentes éboulées: route de Thonon à Evian, à la côte de Vongy; route de Thonon à Armoy; talus longeant la ligne du chemin de fer près de la gare de Perrignier — le long de la Dranse, çà et là du pont de la Douceur au pont de Bioge sur les pentes ravinées (poudingues désagrégés et terrain glaciaire) qui bordent la rive droite de la rivière, manque sur la rive gauche trop ombragée et trés humide; sur la route de Féternes. A partir de Bioge, il y a lieu de distinguer la Dranse du Biot, la Dranse d'Abondance et la Dranse de Bellevaux. En remontant chacun de ces cours d'eau, on constate une diminution progressive du nombre et de l'importance des stations de l'*H. rhamnoides*, lequel ne dépasse pas Vacheresse (alt. 800 m) pour la Dranse d'Abondance, La Baume (alt. 650), pour la Dranse du Biot et Vailly, lieu dit les Bollières (alt. 760), pour la Dranse de Bellevaux. Comme on peut rencontrer l'*H. rhamnoides* à des altitudes plus élevées et même jusqu'à 1700 m (Col du Dérochoir, aux Rochers des Fiz [J. Briquet]), ces limites nous ont paru être fixées par des conditions d'éclairement, d'exposition et de terrain. En effet, l'*H. rhamnoides* cesse de végéter dès qu'il n'est plus largement exposé à la lumière et à une insolation directe (vallées étroites et profondément encaissées) et dès que les terrains graveleux abandonnés par les eaux ou les éboulis non gazonnés viennent à lui faire défaut: conditions rarement satisfaites dans les hautes vallées des Alpes du Chablais où les cours d'eau n'ont plus la force de charrier et sont bordés de pâturages — manque sur les bords du lac de Montriond et de son déversoir, le long de l'Eau noire, du Nant de Darbon, et vraisemblablement sur les rives de la plupart des tributaires des Dranses. 2. Bassin de l'Arve: Tout le long de l'Arve, d'Etrembiéres jusqu'à la source de l'Arveyron et jusqu'à la moraine du glacier du Tour, au-dessus de Chamonix (alt. 1400 m); surtout abondant depuis Contamine sur Arve jusqu'à Cluses (importante station et formation remarquable à Marignier, au défilé de Cluses; rare ou manque à Magland, à Sallanches, le Fayet, Chedde, bien au-dessus de Servoz: au col du Dérochoir, à 1700 m; manque dans les gorges qui s'étendent de Servoz aux Houches, disséminé aux environs de Chamonix. Affluents de gauche: Nous ne l'avons

pas remarqué le long du Bonnant, du moins dans son cours inférieur et le long du Foron du Reposoir (vallées étroites); existe sur les éboulis qui avoisinent le torrent de Cœur, jusque près des Chalets de Cœur, commune de St. Roch, à 1650 m et peut être au-dessus (Beauverd, inéd.); sur les rives du Borne, où il abonde de Bonneville à St. Pierre de Rumilly; çà et là dans le défilé qui s'étend de St. Pierre de Rumilly à Entremont; manque totalement sur les terrains urgoniens d'Entremont aux Etroits et réapparaît sur les marnes hauteriviennes pour gagner le Grand Bornand (Beauverd, inéd.,); le long de l'Aire dans son cours inférieur. Affluents de droite: Absent dans les gorges de la Diosaz; abonde dans la vallée du Giffre jusqu'à la Cascade du Fer à Cheval à Sixt; dans la vallée du Risse jusqu'à Onnion et probablement jusqu'à Mégevette. 3. Bassin des Usses: Dans la vallée des Usses jusqu'à Frangy et au-delà, disparaît dans la gorge étroite, véritable cagnon, sur laquelle est suspendu le pont de La Caille. 4. Bassin du Fier: Çà et là au Val de Fier sur les pentes abruptes du Mont Clergeon et du Mont des Princes et jusqu'à Vallières; rare de cette localité à Cran près d'Annecy, parcours où la rivière est encaissée entre de hautes berges molassiques (s'installe difficilement sur les débris friables de la molasse); à Lovagny, abondant aux îles de Cran, à Brogny, Nâves, Dingy St. Clair, la Balme de Thuy; manque dans le cours supérieur du Fier. Affluents du Fier: Manque le long du Nom dont les rives sont bordées d'*Alnus pubescens*; se trouve cependant aux Villards, le long des affluents du Nom et sur le flysch, qui lui semble favorable (jusqu'à hauteur de la faille); sur les bords de la Fillière jusqu'à Usillon, sur les collines de St. Martin et d'Argonnex, le long du Viéran; çà et là le long du Chéran, là où son cours n'est pas trop resserré et dépose des îles de gravier: à Alby, à Lescheraines en Bauges; manque à Allèves, à Gruffy et au-dessous d'Héry. Lac d'Annecy: Bords du lac à Veyrier, au Roc de Chère, sur la „falaise gréseuse humide au sommet du ravin de la faille occidentale“[1]); au col de Bluffy, au col des Contrebandiers à 1100 m, sur le flysch; à Talloires, au-dessous de La Pirraz, au bas du col des Nantets; à Montmin dans les ravins exposés au sud et au sud-est, alt. 900 m, où il est abondant sur le néocomien (Beauverd, inéd.); sur les pentes de la Dent de Lanfon et à la Roche Murraz, le long des ravins creusés dans le glaciaire ou le néocomien; manque à l'extrémité sud du lac d'Annecy (bordée de terrains trop humides et gazonnés); sur les bords de la Laudon; manque dans le thalweg de l'Eau noire mais existe sur les pentes des environs: gorge des Balmettes, au-dessus de Faverges; route de Serraval à Faverges. 5. Bassin du lac du Bourget: Très rare ou manque sur les bords du lac du Bourget, où les grèves sablonneuses et caillouteuses font le plus souvent défaut; on nous a cependant cité une petite station aux environs d'Aix les Bains et une autre sur les bords du canal de

---

[1]) Guinier: Le Roc de Chère, p. 98. Annecy (1906).

Savière, déversoir du lac du Bourget ?; vient le long de la Leysse et manque sur le parcours de la ville de Chambéry; çà et là sur les rives de l'Hyère (affluent de gauche de la Leysse), de Cognin près Chambéry, à l'embouchure; sur les talus non gazonnés des ravins entre Leysse et Puisgros aux environs de Chambéry. 6. Bassin du Lac d'Aiguebelette: Nous ne l'avons pas rencontré. 7. Bassin du Guiers: Assez abondant, mais par places dans la vallée du Guiers, à 4—5 kilomètres en aval des Echelles jusqu'à St. Genix (confluent avec le Rhône); rare ou absent des Echelles à St. Pierre d'Entremont et disséminé vers la source du Guiers. 8. Bassin de l'Isère: (a) Tarentaise: Le long de l'Isère: Albertville, Moûtiers, Aime, Bourg St. Maurice et ne remonte pas au-delà de Tignes (Perrier de la Bâthie). Affluents de droite de l'Isère: Le long du V^on du Chapieu dans la moitié inférieure de son cours, le long de l'Arly: Albertville, Ugines; çà et là le long de la Chaize, affluent de droite de l'Arly, et du Nant de l'Eau trouble, tributaire de la Chaize; à St. Ferréol, au-dessous des rochers de l'Arclozan sur Fontany, à 1200 m d'altitude (station anormale en sous-bois: hêtre, pin, charme), à Serraval; le long du Doron de Moûtiers, jusqu'à Champagny et Pralognan; le long de l'Albies jusqu'à Plan du fruit et du V^on de Belleville: des environs de Moûtiers jusqu'à sa jonction avec le torrent des Encombres; (Perrier de la Bâthie). (b) Maurienne: Dans la vallée de l'Arc jusqu'à Bonneval, bien au-dessus de Lanslebourg: La Chambre, St. Jean de Maurienne, St. Michel, Modane; près du fort de l'Esseillon; à Termignon, Lanslebourg, Bonneval; sur les rives du ruisseau de Valloires, à Bonnenuit; le long de l'Arvan à Entraigues et dans la partie inférieure de la plupart des affluents de l'Arc. (c) Cours inférieur de l'Isère: A partir d'Albertville jusqu'au Rhône dans les îles et délaissés de la rivière. L'*Hippophae rhamnoides* était, dans la première partie du siècle dernier, très abondant sur les rives de l'Isère entre St. Pierre d'Albigny et Montmélian où il formait des refuges presque impénétrables dans lesquels on allait chasser le sanglier; depuis lors, l'Isère a été endiguée, les délaissés ont été entraînés ou mis en culture et l'*H. rhamnoides* est devenu de plus en plus rare ainsi que le *Myricaria germanica* (Dr. Chabert, inéd.).

Angleterre. East Sussex. Canal de Drunstornack (H. Del.) Somerset (Whistler: J. of Bot. 31, p. 249).

En résumé, l'*Hippophae rhamnoides* s'étend de la Chine occidentale jusqu'à l'ouest de l'Ancien Continent, du 67° de lat. sept. jusqu'au sud de l'Himalaya, en Asie, et jusqu'au littoral méditerranéen en Europe, sur les rives des torrents, des lacs et des mers. Köppen (55), explique une distribution aussi vaste par la présence de l'*H. rhamnoides* sur les rives des mers tertiaires d'où il se serait ensuite élevé jusque sur les hautes montagnes de l'Europe et de l'Asie pendant les soulèvements qui ont donné leur relief aux chaînes dites alpines (Himalaya, Caucase, Alpes, etc.);

cependant, nous ferons remarquer que l'*H. rhamnoides*, bien qu'il soit très héliophile, manque dans les monts de l'Atlas (Maroc, Algérie et Tunisie) et qu'il semble également faire défaut dans le sud de l'Espagne, de l'Italie, de la Grèce et sur la partie méridionale des côtes européennes de l'Oceán Atlantique, régions qui ont été également travaillées par le grand plissement alpin (miocène). Un terrain argilo-siliceux, très perméable: pentes des ravins, délaissés des rivières lui est éminemment favorable, à condition que ce terrain soit bien ensoleillé et non gazonné. Il s'élève du niveau de la mer jusqu'à 2000 m dans l'Europe moyenne et jusqu'au-dessus de 4000 mètres dans l'Himalaya.

H. rhamnoides ssp. **thibetana** (Schlecht.) Servettaz, comb. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 382 (1908).

Syn.: *H. thibetana* Schlecht. in Linnaea XXXII, p. 296 (1863).

Frutex, retorridus, nanis, epidermide alba. Foliis linearibus, planis, utrinque dense argenteis lepidotis, minusculis, sessilibus, 1—2 cm longis. Floribus fructibusque minoribus quam in *H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides*.

Hab. Thibet; alt. 7—15 000 f. ex Hooker in H. L. B. et in H. Del.

Rem. Les tiges et les rameaux de cette plante, haute d'un demi-pied (Köppen: Geogr. p. 647) sont rabougris, noueux et présentent de nombreuses touffes de brindilles, ténues, desséchées, de 3 à 4 cm de longueur, résultant de la mortification de la plupart des ramules au bout d'une année (action du froid et de la sécheresse). Ces ramules sont remplacés l'année suivante par le jeu de bourgeons de remplacement situés vers leur base.

L'*H. thibetana* Schlecht. nous paraît être une forme de l'*H. rhamnoides* L. adaptée à un climat sec et à une haute altitude. On sait en effet que les vents naissant dans la région de l'Océan Indien sont dépouillés de leur humidité pendant leur passage au-dessus de l'Himalaya et que les plateaux du Thibet ne reçoivent qu'un air sec, tandis que d'abondantes précipitations s'abattent sur le versant sud de l'Himalaya. En outre, en s'éloignant des Plateaux du Thibet pour se rapprocher de l'Afghanistan et du Turkestan, on observe des formes intermédiaires entre l'*Hippophae* du Thibet et celui qui croît en Europe. Il convient donc bien de réunir ces différents types sous le même nom spécifique.

H. rhamnoides ssp. **salicifolia** (Don) Servettaz, comb. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, tome VIII, p. 382 (1908).

Syn.: *Hippophae nepalensis* Hort. ex Steud.: Nom. ed. II, p. 709 (1821). *Hippophae salicifolia* Don.: Prodr. Fl. Nepal. p. 68 (1825). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 607 (1857) et in Linnaea XXXII, p. 295 (1863). Brand: Fl. p. 387.

Royle: Ill. Him. p. 323 (1839). Hooker: Fl. Brit. Ind. vol. V, p. 202 (1890). Brandis: Indian Trees, p. 546 (1906). *Hippophae conferta* Wall.: Cat. no. 4032 (1828). Nom. vulg. *Sutz* (Kunawar); *Chug* (Lahaul) ex Brandis, loc. cit.

Frutex; ramis elongatis minime spinescentibus.

Foliis sulcatis margine revolutis, supra dense viridibus pilis fasciculatis, subtus tomentosis; petiolo tomentoso, 2 mm. longo; lamina, 7—9 cm longa, 8—10 mm lata. Floribus et fructibus majoribus quam in *H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides* Serv.

Hab. Tihri-Gahrwall (no. 1182 Duthie, alt. 8—900 f. in H. B.). Kali Walley (no. 3358 Duthie in H. L. B.). Kunawar (no. 105 in H. L. B.). Sikkim, 7—10 000 f. (Hooker in H. B.). Temperate Himalaya from Jame to Sikkim, alt. 5—10 000 f. (Hooker: Fl. Brit. Ind.).

Rem. L'*H. rhamnoides* ssp. *salicifolia,* arbuste de 3 à 7 m de hauteur, a des rameaux plus allongés, plus nombreux, moins spinescents que ceux de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides.* Ses feuilles, de 7 à 9 cm de longueur sur 1 cm de largeur sont plus grandes et souvent plissées longitudinalement (ordinairement 2 plis sur la demi-feuille).

Cette disposition est propre à assurer leur rigidité car elles sont très minces et de faible consistance. Le dessus des feuilles est d'un vert très foncé avec quelques poils fasciculés; le dessous est tomenteux ainsi que le pétiole. Il existe une vingtaine de nervures primaires insérées sous un angle voisin de 90^0 et très apparentes à la face inférieure; la nervure médiane, blanche en dessus, est très proéminente et de teinte rosée à la face inférieure. Les fleurs et les fruits sont un peu plus grands que dans les autres formes de l'*Hippophae rhamnoides*; la graine, de couleur plus foncée, est aussi plus largement ovoïde. Avec Hooker (Fl. Brit. loc. cit.) nous considérons l'*Hippophae salicifolia* Don comme une forme de l'*H. rhamnoides* adaptée à un climat chaud et humide.

Shepherdia Nuttal.[1])

Nuttal: Gen. of North Americ. Plant II, p. 240 (1818). Richard: Mon. des Eléagnées in Mém. soc. Hist. nat. Paris, 1, p. 375 (1823). Meissner: Gen. Pl. I, p. 329 et II, p. 342 (1836). Endlicher: Gen. Pl. p. 334 (1840).

Syn.: *Hippophaës* sp. L. Juss. Pursh, etc. *Lepargyrea* Rafin. in Am. Monthly mag. p. 176 (1818). *Leptargyreia* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 607 (1857).

Frutices; ramis oppositis, inermibus vel spinescentibus, vestitis pilis argenteis vel ferrugineis, laevibus vel tomentosis. Foliis oppositis, ovalibus, ellipticis vel subrotundatis, integris. Floribus dioicis ad basin ramulorum brevium lateralium racemulos formantibus; fl. masculis in axillis bractearum, subsessilibus; perigonio profunde 4-partito; staminibus 8 cum totidem glandulis

---

[1]) Dédié à Shepherd, Directeur du Jard. bot., de Liverpool.

alternantibus, antheris parvis, filamento quam antheras longiore, quam lobis perigonii breviore, in fauce inserto; fl. foemineis in axillis foliorum oppositis; perigonio ovoideo, tubuloso; limbo quadripartito, patente; fauce glandulis 8 contiguis cincto. Pistillum simplex, ovarium tubo perigonii inclusum, uniloculare, uniovulatum; stylo crasso, elongato, sub angulo 90⁰ apice abrupte reflexo, convexo latere longe stigmatoso. Fructus increscente perigonio prorsum succulens, acidus vel insipidus. Semen unicum, obovoideum, nitidum, luteum, latere subsulcatum. Hab. Americ. sept.

Division du genre Shepherdia.

1. Ramis foliisque tomentosis; floribus solitariis vel binis vel ternis — *Sh. rotundifolia* Parry.
   Ramis foliisque haud tomentosis; floribus solitariis (2).
2. Ramis spinescentibus; foliis utrinque argenteis; floribus albis. — *Sh. argentea* Nuttal.
   Ramis haud spinescentibus; foliis supra viridibus, subtus argenteis et ferrugineis; floribus cupro-ferrugineis. — *Sh. canadensis* Nuttal.

/ Shepherdia canadensis Nuttal.

Nuttal: Gen. of North. Am. Pl. II, p. 240 (1818). Richard: Monogr. des Eléagnées, p. 375 (1823). A. Gray: Man. of the Botany of the Northern United States (1856). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 607 (1857) et in Linnaea XXXII, p. 298 (1863). Hooker: Fl. bor. Am. 2, p. 138, tab. 178 (1890). Williams: Notes on the Flora of West-South-Dakota in Am. nat. vol. 26. Philadelphie (1892). Britton: Ill. Flora (1897).

Syn.: *Elaeagnus canadensis* L.: Sp. Pl. p. 1024 (1753). *Hippophae canadensis* Pursh: Fl. bor. Am. 1, p. 115 (1814). *Lepargyraea canadensis* Greene: Pittonia, 2, p. 122 (1890). Inco: *Buffalo berry* (Hooker), *Soap berry* (Howard).

Frutex, inermis, 1,50—2 m; ramis reflexis, inermibus, oppositis, rubro-ferrugineis; medulla rubra.

Folia caduca, mollia, ovalia, utrinque obtusa, saepe basi dilatata et subcordata, margine integra, supra viridia, multipilosa, pilis fasciculatis, dein glabrescentia, subtus tomentosa, argentea squamis nonnullis ferrugineis conspersa; 4—6 nervis primariis obliquis minime distinctis; petiolo brevi, ferrugineo, subcanaliculato, 4—5 mm longo; lamina, 20—45 mm longa, 12—22 mm lata.

Flores dioici, solitarie in axillis bractearum caducarum siti, 3—6 in ramulis racemuliformibus. Flores masculini subsessiles, perigonio profunde 4-partito, conico, planiusculo; intus luteo-viridi glabro, extus rubescente; lobis patentibus ellipticis elongatis, extus rubescentibus, intus glabris luteo-viridibus, 2 mm longis; staminibus, 8 cum totidem glandulis alternantibus, antheris minimis, filamento quam antherae ter longiore, 1 mm longo. Flores foeminei in ramulis axillaribus, oppositi, subsessiles; perigonio cylindrico, crasso; basi attenuato, extus rubescente intus viridi, apice multis pilis fasciculatis praedito, fauce glandulis 8 contiguis cincto; lobis patentibus, triangularibus, acutis, intus

cum squamis nonnullis magnis rufescentibus; pistillo simplici; ovario subsphaerico in tubo perigonii incluso; stylus brevis, crassus, apice abrupte sub angulo recto reflexus, aliquantulum longior quam perigonii pars integra, stigmate lato.

Fructus ex increscente perigonio, ellipsoideus, rotundatus, ruber vel aurantiacus, maturitate non sapidus, 4—5 mm longus; pedicello ferrugineo, 1 mm longo. Semen unicum ovoideum, acutum basi, subsulcato in lateribus, luteo nitidum, 3—4 mm longum — fl. martii ante et per incrementum foliorum.

Hab.: Am sept. — Alaska, sud ouest (Kurtz: Engl. J. XIX (1894). Lac Michigan (Bailey: Michigan Lake shore Plants). Ad fluvium lacuumque ripas per Canadium usque ad Castillum Franklin ad fluvium Mackenzie et ob insula Terra Nova et sinu Hudsonis usque ad montes petrosos Rocky Mountains (Hooker); nec non in Americae occidentale-boreali (Menzies). Labrador, Sandwich Bay (no. 1205 Waghome in H. B.). Oregon, Blue Mountains (no. 916 Howell in H. D. C.). South Colorado (no. 403 Baker in H. Del.). Terre Neuve (H. Del.). Vermont, in rupestribus à Burlington (no. 113 Oakes in H. L. B.). Charlotte Vermont (no. 2452 Hall et Harbour in H. D. C.). Utah: Fish Lake, gravel 9000 f. Mary Wale, gravel, alt. 10 000 f. Canon July, 7500 f. leg. Purpurs, in H. B.

En résumé, on trouve *Shepherdia canadensis* dans l'Amérique du Nord, du 30° au 60° de lat. septentrionale. D'après Coulter[1]) la limite sud serait Pine station.

Rem. Nous ferons suivre la precédende description de quelques notes recueillies sur un *Shepherdia canadensis* cultivé dans le Parc Barbey-Boissier à Chambésy, près Genève. Cet arbuste, très buissonnant, s'élève à une hauteur de 1,50 m environ.

Ses jeunes rameaux, recouverts de poils écailleux rougeâtres, sont redressés; mais les rameaux âgés, de couleur noirâtre, sont réfléchis et se marcottent naturellement dès qu'ils ont touché le sol (Cf. Mon. des Eléagnacées, Partie II).

Cette propriété, très rare parmi les plantes ligneuses à rameaux rigides, ne se retrouve chez aucune autre Eléagnacée et n'a jamais été signalée jusqu'à ce jour. Comme dans tous les *Shepherdia*, les rameaux sont opposés et insérés à angle droit; mais, fréquemment, il se développe en outre, des rameaux de remplacement au-dessous des rameaux principaux, de sorte qu'il semble naître en un même point de la tige 4 rameaux opposés deux à deux et situés dans un seul plan.

Les fleurs s'organisent pendant l'été et n'ont qu'à s'épanouir aux premiers beaux jours du printemps. Un grand nombre d'entre elles s'ouvrent avant l'apparition des feuilles, et cette remarque, jointe à l'observation de certaines dispositions florales: anthères portées par de longs filets, stigmate très visqueux, nous incline à croire que ces fleurs sont très anémophiles; cependant la présence de nectaires très développés laisse aussi supposer l'utilité du

---

[1]) Coulter: Note Worthy Indiana Phanerogams. (Proceedings of the Ind. Acad. 1895).

rôle des insectes dans la fécondation. Les anomalies sont assez fréquentes dans les fleurs de *Shepherdia canadensis*; ainsi dans les fleurs mâles, le nombre des étamines peut être inférieur à 8, ou bien il peut s'ébaucher un carpelle au centre de la fleur; dans les fleurs femelles, le carpelle est souvent biovulé comme chez *Hippophae rhamnoides*.

Les fruits (induvie) sont rouges et de saveur acide. D'après Krause (Die Tlinket-Indianer, p. 420), les Canadiens en feraient de la marmelade.

Shepherdia argentea Nuttal.

Nuttal: Gen. of North Am. Pl. II, p. 240 (1818). Richard: Monogr. des Eléagnées, p. 375 (1823). A. Gray: Man. of the Botany of the North Un. St. (1856). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 607 (1857). Hooker: Fl. bor. Am. 2, p. 138 (1890). Britton and Addison Brown: Ill. Flora (1897).

Syn.: *Elaeagnus argentea* Nutt.: Fraser's Cat. (1813). *Hippophae argentea* Pursh: Fl. of North Am. 1, p. 115 (1814). *Lepargyraea argentea* Greene: Pittonia, 2, (1890).

Frutex, 3—5 m; ramis oppositis, albis, juventute, squamis argenteis dense vestitis dein cinereis, tandem glabris et cinereofuscis, saepe apice acutis; medulla rubra; gemmis albis.

Folia elliptica, elongata vel oblongo-ovata, apice obtusa, basi attenuata, margine integro, supra viridia argentea, subtus dense argentea; venae primariae, 2—3, curvilineares, sub angulo 45° divergentes, elongatae, ad apicem utrinque minime vel haud distinctae; petiolus argenteus, canaliculatus, 5—7 mm longus; lamina, 30—50 mm longa, 11—16 mm lata.

Flores dioici, in axilla bractearum caducarum solitarii, oppositi, in ramulis brevibus glomerati, racemulis sessilibus. Fl. masculi in lateribus ramorum spinescentium valde acutorum glomeratis; perigonio argenteo subsessili, planiusculo, ad centrum leviter depresso, profunde 4-partito; lobi erecti, ovati, extus albi, intus glabri, lutei, 1,5 mm longi. Stamina, 8 cum totidem glandulis alternantia, lobis subaequilonga; antheris dorsifixis, ovatis, subrotundatis, filamento duplo brevioribus. Fl. foeminei erecti, oppositi in basi ramulorum raro spinosorum siti; perigonium parvum, tubulosum, subcampanuliforme, extus argenteum, intus et supra valde pubescens, pars integra 2 mm; lobi triangulares, acuti, erecti, intus basi glabri, lutei cum 2 glandulis liberis, 1 mm 5 lg.; ovarium sphaericum; stylus subcylindricus, perigoni olongior, apice geniculatus sub angulo recto stigma crassum; pedunculus, 1,5 mm.

Fructus parvus, rotundatus, coccineus, pellucidus, edulis, 5—6 mm longus; pedunculus, 3—3,5 mm longus. Semen ovato subrotundatum, basi acutum, lateribus subsulcatum, luteo-nitidum. Fl. aprilis-maii.

Hab. Ad fluviorum ripas per interiores Am. sept. regiones, ad fluvium Missouri et in eum fluentes inde a Platte river usque ad Saskatschawann (Richardson). Nebraska, South Dakota

(Pammel). North Western Wyoming (No. 255 W. A. Jones in H. D. C.). San Francisco (no. 6388 Bolander in H. D. C.). Southern Colorado (Baker in H. Del.). West Central Colorado, alt. 6900 f. (H. Del.). Oregon (no. 2013 Cusik in H. Del.). New Mexico, alt. 5500 f. (no. 472 Baker in H. B.). Utah, Cedar City 6000 f. (no. 5204 Jones in H. B.). Black Hills (Rydberg: Flora of the Black Hills).

Rem. Par son port, la couleur de ses feuilles et sa forte spinescence, *Shepherdia argentea* Nutt. ressemble beaucoup à *Hippophae rhamnoides* et nous ne nous étonnons point qu'il ait d'abord reçu le nom de *Hippophae argentea* Pursh, bien que les *Shepherdia* se distinguent facilement par leurs rameaux opposés des *Hippophae* dont les rameaux sont isolés. Toutefois, il convient de remarquer que ce signe différentiel ne se maintient pas toujours dans toute son intégrité. En effet, l'opposition des rameaux est assez souvent imparfaite chez les *Shepherdia*, tandis qu'il n'est pas rare de rencontrer quelques rameaux opposés le long des branches de l'*Hippophae rhamnoides*; d'autre part les 7 à 8 premières feuilles d'une jeune plantule d'*H. rhamnoides* sont opposées ou subopposées.

Lorsque les branches de *Shepherdia argentea* ont perdu leur revêtement pileux, formé d'écailles grisâtres, l'épiderme, mis à nu, apparaît rougeâtre comme celui de l'*Hippophae rhamnoides* et s'exfolie de la même façon par lambeaux.

Cette plante très épineuse dans son pays d'origine, devient beaucoup moins spinescente quand elle est cultivée dans nos jardins européens, ainsi que l'on en peut juger par l'examen des spécimens cultivés au Parc de la Tête d'Or à Lyon. Comme celles de l'*H. rhamnoides*, les fleurs de cette espèce sont très anémophiles et présentent de nombreuses anomalies. (Cf. Deuxième partie.)

3 **Shepherdia rotundifolia** Parry.

Parry: Am. Natur. IX, p. 350 (1875). L. H. Bailey: Cyclopedia of Am. Hort. p. 1663 (1902).

Frutex; ramis inermibus, lanuginosis, tomentosis, albis. Folia membranacea, orbicularia, ovata, subcordiformia, utrinque tomentosa, alba, pilis stellatis longe pedicellatis dense tecta; nervi primarii inconspicui; petiolo 3—4 mm; lamina, 20—27 mm longa, 17—25 mm lata.

Flores albi, extus tomentosi, gemini vel terni in axilla juniorum foliorum siti, dioici. Fl. masculi, perigonio longe pedicellato, planiusculo ad centrum depresso, profunde 4-partito; lobis ellipticis elongatis, extus albo-tomentosis, intus glabris luteis, 4 mm longis; staminibus 8 cum totidem glandulis alternantibus, quam lobi aliquantulum brevioribus, antherae ad circa tertiam partem a basi dorsifixae, filamento antheris subaequilongo. Fl. foeminei, perigonio longe pedicellato, 3—4 mm, cupuliformi ovoïdeo, pars integra 3 mm longa, 2 mm lata; extus albo-tomentosa, intus glabra; fauce glandulis 8 magnis pubescentibus cincta; stamina nonnulla similia alternantia, lobi (4) elliptici, elongati, 2 mm, 5,

erecti, extus tomentosi, intus squamis fasciculatis nonnullis conspersi; pistillum simplex; ovario subsphaerico, uniloculari; stylo subcylindrico, dense piloso, quam perigonium longiore, sub angulo recto apice geniculato.

Fructus ellipsoideus, albus, dense tomentosus, omnino carnosus, 1 cm longus; pedicello, 4 mm longo.

Hab. Utah. — Southern Utah, Canon above Tropii, alt. 6500 f. (no. 5311 Siber in H. B. et in H. M. P.).

Tribu II. Elaeagneae.

Elaeagnus L.

Linné: Sp. Pl. no. 159 (1753). Adanson: Hist. des Pl. II, 77 (1763). A. L. Jussieu: Gen. Pl. p. 75 (1783). Richard: Mon. des Eléagnées in Mém. de la Soc. d'H[re] nat. de Paris, p. 375 (1823). Meissner: Gen. 1, p. 329 (1836). Endlicher: Gen. pl. no. 2115 (1840). Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 606 (1857). Nees: Gen. Pl. fasc. III, t. 18 (1860). Benth. et Hooker: Gen. III, p. 204 (1866). Baillon: Hist. des Plantes, II, p. 487 (1879). Engl. et Prantl (Gilg.): Die nat. Pflanzenfam. III, 6 a, p. 246—251 (1894).

Frutex, arbusculus, rarius arbor; rami alterni, inermes vel spinescentes, squamis ferrugineis vel argenteis vestiti.

Folia alterna, petiolata, integerrima, perennia vel decidua; juventute utrinque lepidota.

Flores hermaphroditi, pedicellati vel sessiles, solitarii vel plures in axilla bractearum caducarum vel in axilla foliorum, basi vel in apice ramuli; perigonii tubus ovarium liberum includens; perigonii limbus (pars integra) cylindraceus, campanulatus vel tubulosus v. urceolatus v. ellipsoideus, intus glaber, luteus; extus argenteo-ferrugineus; lobi, 4, triangulares vel ovati, intus glabri vel pubescentes, praefloratione valvari; stylus rectus, glaber vel pubescens, rectus vel apice circinatus, unilateraliter stigmatiferus, stigmate plus minus longo; ovarium uniovulatum in tubo perigonii inclusum; stamina quatuor, perigonio adnata cum lobis alterna, filamentis brevissimis liberis; antherae oblongae dorsifixae, rima duplici dehiscentes; pollen subtrigonum; discus unicus prominens vel haud prominens, cupuliformis.

Fructus tubo perigonii accrescente, pseudo-drupaceus, globulosus vel ellipsoideus, maturitate ruber, extus carnosus, intus osseus vel membranaceus, octocostatus, pilis fasciculatis dense vestitus; pericarpium membranaceum. Semen unicum exalbuminosum, testa chartacea; embryone recto; radicula infera; cotyledonibus crassis; radicibus cum nodositatibus.

Hab. Asia mediae et meridionale; Insulindia; Australia; Europa; circum Mediterranea — 1 species in America sept.

Clavis specierum.

A. Rami floriferi vel fructiferi folio axillari carentes; flores proecoces vere vel prima aestate nascentes; folia annua. Sect. I. **Deciduae.**

B. Rami floriferi vel fructiferi basi folio suffulti; flores serotini ad finem aestatis vel autumno nascentes, folia perennia Sect. II. **Sempervirentes.**

Sectio I. **Deciduae.**

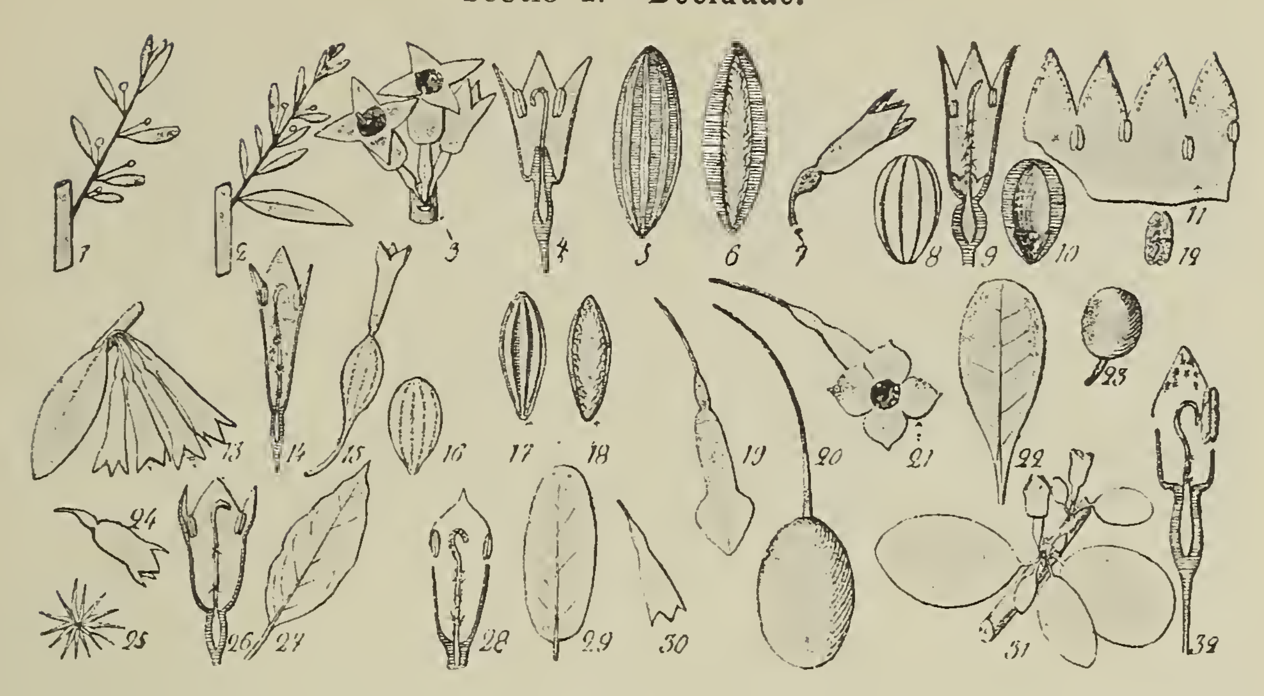


Fig. 2.

Elaeagnus de la section des *Deciduae* — 1, dessin schématique d'un rameau florifère d'un *Elaeagnus* de la section des *Deciduae*; 2, d'un rameau florifère d'un *Elaeagnus* de la section des *Sempervirentes*; 3—6, *E. hortensis* M. B. (5—6, noyau de l'induvie); 7—12, *E. argentea* P. (8 et 10, noyau de l'induvie, vu entier et en section longit.); 13—16, *E. umbellata* Thbg. (16, noyau de l'induvie); 17—21, *E. multiflora* Thbg. (17—18, noyau de l'induvie; 20, induvie; 19, fleur avant l'anthèse); 22—23, feuille et fruit de *E. Oldhami* Max.; 24—27, *E. Thunbergii* Serv. (25, poil du style); 28—30, *E. Davidi* Fr.; 31—32, *E. ovata* Serv.

1. Disco turbinato valde prominente, basem styli cingente. *E. hortensis* M. B.
   Disco haud prominente (2).

2. Folia utrinque argentea; nucleo fructus osseo. *E. argentea* Pursh.
   Folia supra nuda vel glabriuscula; nucleo fructus haud osseo (3).

3. Flores plures, 3—7 in axilla foliorum glomerati, subumbellati. *E. umbellata* Thbg.
   Flores solitarii vel gemini (4).

4. Flores interdum gemini; perigonii limbus elongatus, 1—1,5 cm longus; lobis ad 4—5 mm longis; pedicellus fructus maturitate demum accrescens. *E. multiflora* Thbg.
   Flores semper solitarii; perigonii limbus brevis, 1 cm longus vel brevior; pedicellus fructus brevis haud maturitate demum accrescens (5).

5. Flores et fructus argentei; flores suberecti; limbus perigonii cylindraceus, quam lobi haud longior (6).
   Flores et fructus ferruginei; flores penduli; limbus perigonii subcampanulatus; lobis brevibus i. e quam perigonialis pars integra brevioribus (7).

6. Folia coriacea, ovali, subspathulata, versus apicem latiora quam versus basin, basi cuneiformia, 30—40 mm longa; pedicelli brevissimi. *E. Oldhami* Max.
   Folia plana, ovalia, brevia, 20—25 mm longa; pedicelli haud brevissimi. *E. ovata* Servettaz.

7. Frutex spinosus; folia coriacea, elliptica, angusta, utrinque obtusa ejusdem formae et magnitudinis ut in *Buxo sempervirente*, margine regulari, 18—25 mm longa; petiolo 2—3 mm; tubus perigonii sub limbo haud angustissime constrictus. *E. Davidi* Franchet.
   Frutex haud spinosus; folia papyracea, ovalia, utrinque acuta, margine undulato, 30—50 mm longa; petiolo ad 8—12 mm longo; tubus perigonii sub limbo valde constricto. *E. Thunbergii* Servettaz.

Sectio II. **Sempervirentes.**

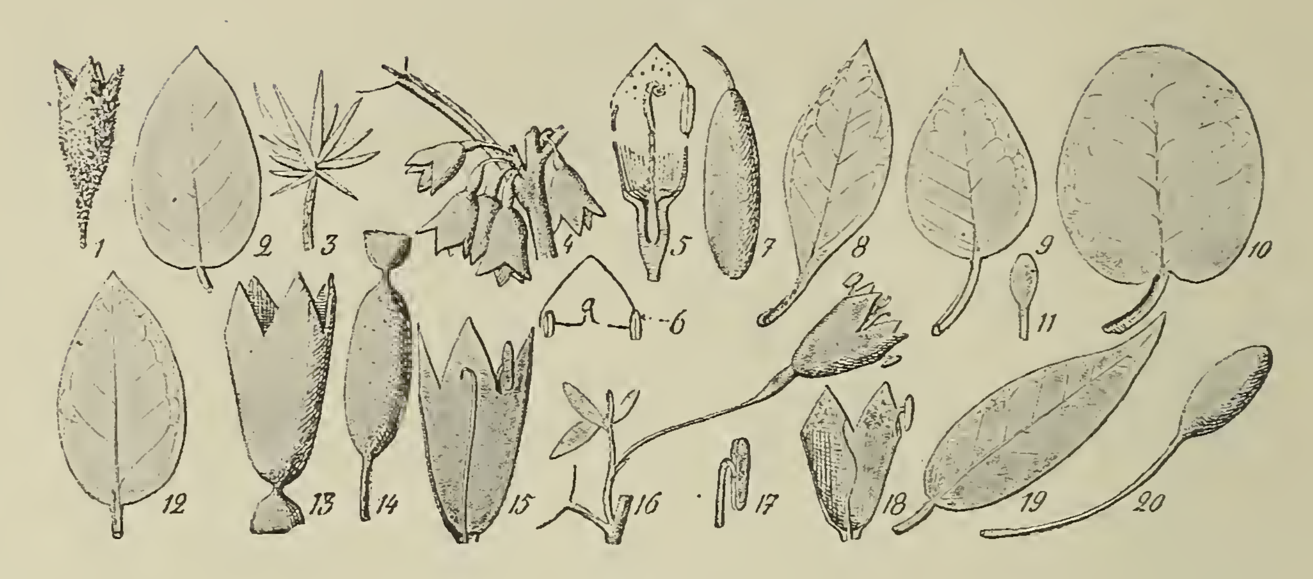


Fig. 3.
Elaeagnus de la section des *Sempervirentes* (a) — 1—3, *E. Grijsii* Hance (3, poil fasciculé); 4—11, *E. macrophylla* Thbg. (7, induvie; 8—10, différentes espèces de feuilles; 11, jeune feuille à sa sortie du bourgeon); 12—15, *E. Loureiri* Champ.; 16—20, *E. Griffithii* Serv.

a) Flores lati et campanulati.
b) Flores tubulosi vel tubuloso-campanulati; limbus perigonii angustus et elongatus, sectione rotundata vel subrotundata, saepe ad lobos latior quam in basi.
c) Flores limbo perigonii (pars integra) brevi, quadrangulato, vel subquadrangulato, saepe infra lobos constricto, nunquam infundibuliformi.
d) Flores limbo perigonii ellipsoideo, in media parte inflato.
e) Flores limbo perigonii instar vas Medicis media parte constricto, infra lobos dilatato et inflato, basi lato.

a.

1. { Omnes partes plantae ut et pagina inferior foliorum lanuginosae tomentosae, pilis similibus Palmae arboris obtectae, squamis nullis vel rarissimis. *E. Grijsii* Hance.
   { Indoles fructus alia (2).

2. { Flores et fructus argentei; flores lobi tam longi quam limbi perigonii pars integra; stylus pubescens; stamina sessilia; pagina inferior foliorum argentea; petiolus semi cylindricus, 15—20 mm lg. *E. macrophylla* Thbg.
   { Flores et fructus ferruginei; lobi breviores quam limbi perigonii pars integra; stylus glaber; filamenta infra antheras conspicua; pagina inferior foliorum ferruginea; petiolus canaliculatus, circiter 1 cm longus (3).

3. { Limbus perigonii cum lobis 18 mm longus, rubro-ferrugineus, metalli colore, nitens; lobi bis breviores quam pars integra; limbo perigonii circiter 6 mm lg., pedunculus demum maturitate haud dimidio brevior quam fructus; folia ovalia basi lata et rotundata, 7—10 cm longa. *E. Loureiri* Champion.
   { Limbus perigonii opertus squamis albis et ferrugineis mixtis indutus, 10—12 mm longus lobis adjunctus; lobi longiores quam dimidia pars limbi perigonii; pedicellus demum maturitate quam fructus longior; folia elliptica longe apiculata sensim dissymetrica, circiter 10—14 mm longa. *E. Griffithii* Servettaz.

b.

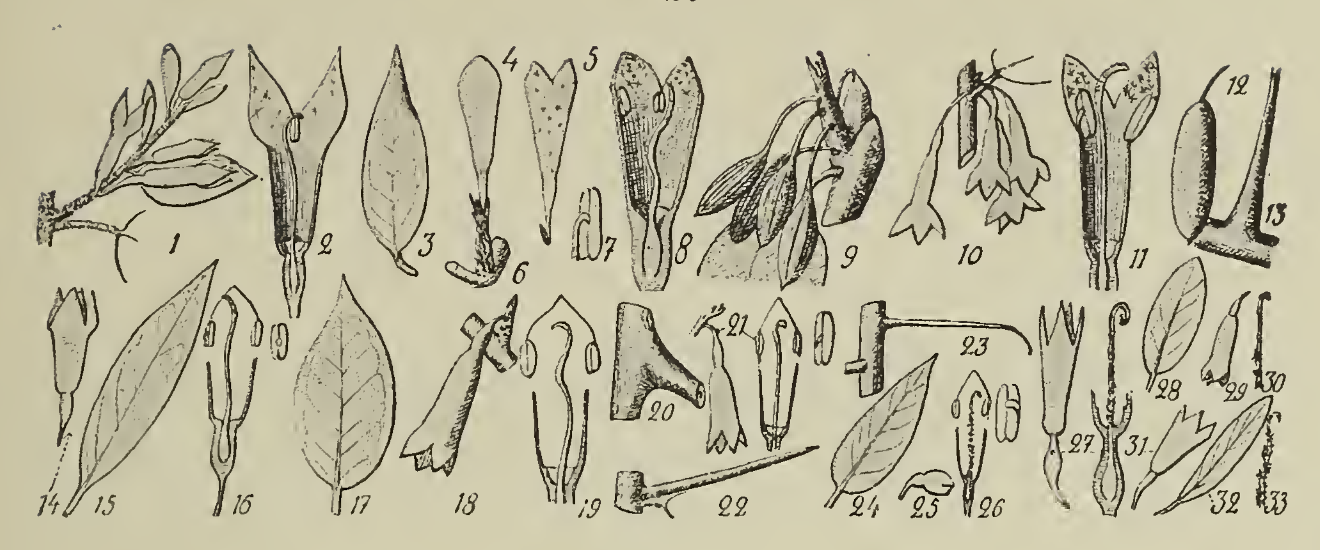


Fig. 4.

Elaeagnus de la section des *Sempervirentes* (b) — 1—3, *E. yunnanensis* Serv.; 4—9, *E. arborea* Roxb. (4, jeune fleur; 9, jeunes fruits); 10—13, *E. glabra* Roxb. (12, fruit; 13, base d'un rameau); 14—16, *E. difficilis* Serv.; 17—20, *E. Henryi* Warb. (20, base d'un rameau); 21—22, *E. pungens* Thbg. (22, rameau-épine); 23—26, *E. Maximowiczii* Serv. (25, jeune fleur; 23, dessin schématique représentant l'insertion et la pointe récurvée d'un rameau); 27, fleur de l'*E. lanceolata* Warb.; 28—30. *E. viridis* Serv. (30, style); 31—33, *E. Bockii* Diels (33, style).

1. Flores suberecti; rami et pagina inferior foliorum tomentosi. — *E. yunnanensis* Servettaz.
   Flores patentes vel nutantes; rami haud tomentosi (2).

2. Florum limbus basi valde attenuatus tubo perigonii indistincto (3).
   Florum limbus tubulosus est et a basi tubulosa valde distinctus (4).

3. Arbor; ramis haud sarmentosis, haud cupreo-rubescentibus, primo nitentibus; facies loborum argentea; flores erecti vel patentes infra lobos late dilatati, multi, fasciculati, subumbellati. — *E. arborea* Roxb.
   Frutex; ramis valde sarmentosis, cupreo-rubescentibus, primo nitentibus; pagina inferior foliorum ferrugineo, nitens; flores cernui valde ferruginei, 5—6 conferti. — *E. glabra* Thbg.

4. Stylus glaber (5).
   Stylus pubescens (7).

5. Folia coriacea; rami per multos annos magnis squamis ferrugineis, rugosi; ramis sub angulo 90° divaricati; flores pallide lutescentes, interdum punctis ferrugineis sparsis conspersi (6).
   Folia papyracea; ramis brevibus sub angulo 45° patentes, a secundo anno nudis; flores cupreo-rubescentes, nitentes. — *E. difficilis* Servettaz.

6. Rami sarmentosi, reflexi, recurvati; spinis haud acutis; folia magna, saepe abrupte acuminata, rete vasculari haud supra prominente (in sicco). — *E. Henryi* Warburg.
   Rami haud sarmentosi, rigidi; spinis valde acutis; folia haud abrupte acuminata; rete vasculari supra prominente (in sicco). — *E. pungens* Thbg.

7. Folia coriacea vel subcoriacea, supra lutea, loreo colorata (in sicco), subtus pallide lutea vel punctis ferrugineis conspersa (8).
   Folia papyracea, supra fusco-viridia (in sicco), subtus argenteo-viridia (9).

8. Rami apice recurvati, sub angulo 90° divaricati, inermes; folia ovali-elliptica. — *E. Maximowiczii* Servettaz.
   Rami apice haud recurvati sub angulo 45° patentes, saepe spinescentes; folia elongata. — *E. lanceolata* Warburg.

9. Flores tubulosi, breves, ferruginei, pauci; limbus perigonii haud infra lobos dilatatus, basi haud vel minime attenuatus; stylus basi squamis paucis munitus, folia ovali-elliptica. *E. viridis* Servettaz.
Flores tubulosi, campanulati, argentei, 3—6 fasciculati; limbus perigonii valde dilatato infra lobos; stylus valde pubescens; folia anguste elliptica. *E. Bockii* Diels.

c.

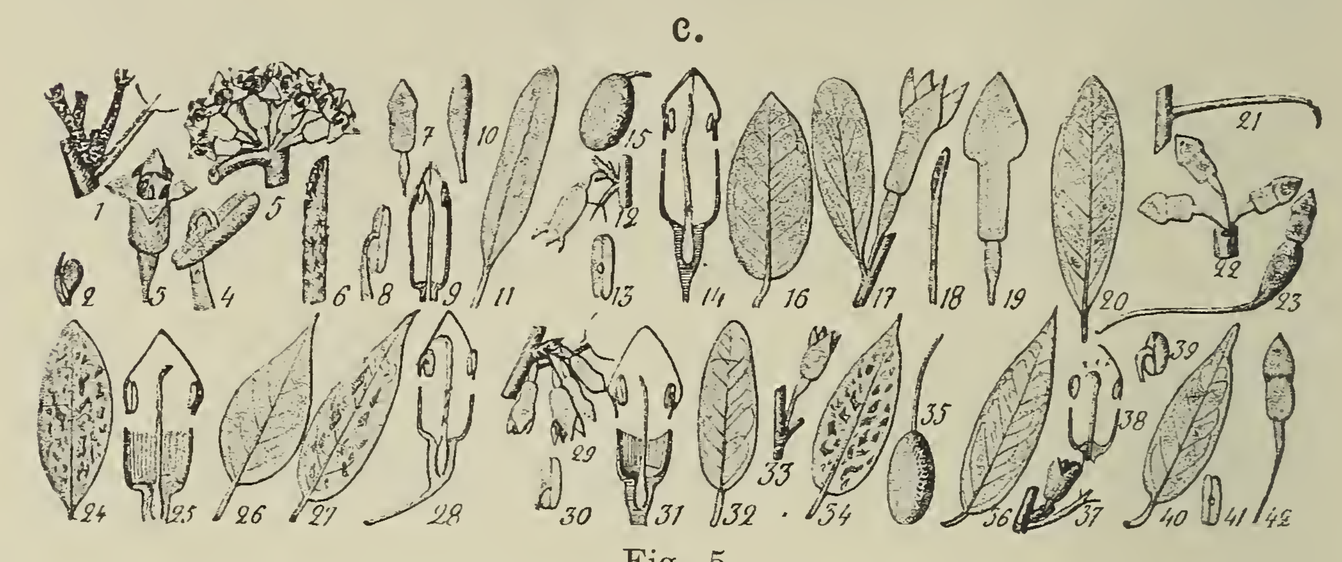


Fig. 5.
Elaeagnus de la section des *Sempervirentes* (c) — 1—6, *E. conferta* Roxb. (1, ramules après la chute des fleurs et de leurs bractées (2, jeune fleur; 4, anthère; 6, pointe du style); 7—11, *E. Schlechtendalii* Serv. (10, jeune fruit); 11—16, *E. Gaudichandiana* Schlecht. (15, fruit); 17—20, *E. Gussoni* Gasp. (18, extrémité du style); 21—25, *E. triflora* Roxb. (21, dessin schématique montrant la récurvation des rameaux à leur pointe); 26—28, *E. ferruginea* Rich. (26, feuille de la var. *α. Richardia* Serv. 27, feuille de la var. *β. sumatrana* Serv.; 29—32, *E. tonkinensis* Serv.; 33—35, *E. Cumingii* Schlecht. (35, fruit); 36—39, *E. Zollingeri* Serv.; 40—42, *E. rostrata* Serv. (41, anthère sessile).

1. Lobi breviores quam limbus perigonii (pars integra) circiter bis breviores (2).
Lobi circiter tam longi quam limbus perigonii (pars integra), haud bis breviores (4).

2. Flores subsessiles, crebri, in ramulis brevissimis aphyllis dense conferti; stylus valde pubescens, basi incrassatus; antherae filamentis longis perpendicularibus filamentis; ovario primo napiformi, conico, dein longe cylindrico et attenuato in base. *E. conferta* Roxb.
Flores pedunculo plus minus longo, haud in ramulis cum nonnullis foliis parvis fasciculati; stylus glaber vel pilis, 2—3, basi munitus; antherae subsessiles vel cum filamentis longis; ovarium ellipsoideum (3).

3. Flores erecti, pallide lutei, 5—6 in singulo ramulo, in axilla bractearum caducarum; antherae filamento longo; stylus semper glaber; folia subtus argentea. *E. Schlechtendalii* Servettaz.
Flores nutantes, ferruginei, 1—2 in singulo ramulo in axilla foliorum juniorum; antherae subsessiles; stylus pilis nonnullis basi praeditus; folia subtus ferruginea. *E. Gaudichaudiana* Schlecht.

4. Flores interdum solitarii, saepe gemini vel terni (5).
Flores solitarii (6).

5. Flores multi, saepissime trini, pendentes vel nutantes; limbus perigonii infra lobos constrictus; lobi triangulares haud acuminati; stylus glaber; pedunculus saepe valde longior quam fructus; rami sarmentosi sub angulo 90° inhaerentes. *E. triflora* Roxb.
Flores rari, saepe solitarii vel gemini, rarius trini, suberecti; limbus perigonii infra lobos haud constrictus; lobi acuminati, suberecti; stylus pubescens; pedunculus tam longus vel longior quam fructus; rami haud sarmentosi sub angulo 45° inhaerentes. *E. ferruginea* Richard.

6. Lobi quam pars integra limbi perigonii multo latiores; folia cum rete vasculari supra prominente (in sicco), rubro-ferruginea subtus maxime nitentia, nonnullis maculis praediter (7).
Plantae characteres praecedentes non ostendentes (8).

7. Limbus perigonii nitidus, parallelipipedicus angulis acutis, basi haud attenuatus, 2—3 plo longior quam latus, 10—12 mm longus. Flores haud fasciculati, parvi, in ramulis siti longiores quam petiolus folii axillaris. *E. Gussoni* Gasp.
Limbus perigonii (pars integra) subrotundatus, basi attenuatus tam longus quam latus, 4—5 mm longus. Flores fasciculati, 5—6 in ramulis siti breviores quam folii axillaris petiolus. *E. tonkinensis* Servettaz.

8. Rami rigidi, recti, minime elongati; folia ovata et acuminata vel elliptica haud lanceolata, saepissime coriacea et maculata, subtus rufescenti-cinerea, nitentia; stamina sessilia. *E. Cumingii* Schlecht.
Rami tenues, flexuosi, recurvati, elongati; folia lanceolata, subtus ferruginea vel rufescentia; filamenta infra antheras obsoleta sed conspicua (9).

9. Folia longe elliptica iis *Persicae* similia, ad apicem subdissymetrica; flores breviter pedicellati; pedicellus, 1—2 mm longus; flores, 1—2 in ramibus brevibus siti; stylus apice incurvatus. *E. Zollingerii* Servettaz.
Folia elliptica, cuspidata, rostro a reliquo limbo valde sejuncto, haud dissymetrica; flores longe pedicellati, pedicello, 4—10 mm lg. *E. rostrata* Servettaz.

d.

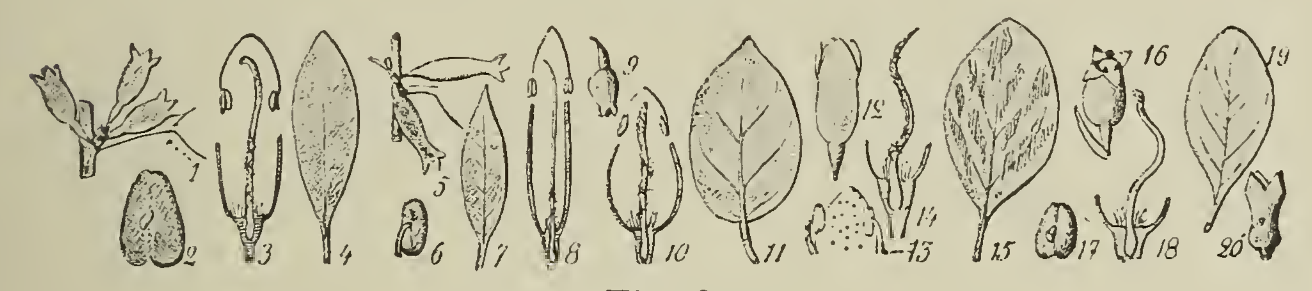


Fig. 6.

Elaeagnus de la section des *Sempervirentes* (d) — 1—4, *E. latifolia* L. (2, anthère); 5—8, *E. indica* Serv.; 9—11, *E. Thwaitesii* Schlecht.; 12—15, *E. rotundifolia* Schlecht. (13, un lobe du périanthe; 14, base du périanthe et style); 16—19, *E. kologa* Schlecht.; 20, *E. caudata* Schlecht. (périanthe de la fleur).

1. Rami juveniles semper pallide lutei; folia membranacea; 5—6 nervia (primaria), tenuia, usque ad $^2/_3$ longitudinis, rectelinearia; petiolus tenuis; flores solitarii, pallide lutei, prorsum ovario et pedicello inclusis (2).
Rami juveniles maxima parte ferruginei vel ad modum albicantes; folia valde coriacea vel coriacea; nervis primariis, 3—4, saepe 3, valde incurvatis et a medio nervo ad apicem longe adscendentibus, subtus valde prominentibus; petiolus rigidus, crassus; flores ferruginei vel albicantes (3).

2. Folia maculata, maculis rubescentibus vel aurantiaco-rubescentibus conspersa, oblonga vel rotundata; limbus perigonii valde dilatatus in media parte, haud ter longior quam latus, ad 6—7 mm longus (lobis inclusis); lobi aequales vel aliquantulum longiores quam tertia pars limbi perigonii (pars integra). Ceylan. *E. latifolia* L.
Folia immaculata, elliptica, utrinque acuta; limbus perigonii valde elongatus, ter vel quater longiore quam lato ad 9 mm longo (lobis inclusis); lobi breviores quam tertia pars limbi perigonii. India. *E. indica* Servettaz.

3. Pagina inferior foliorum cupreo-rubescens, nitens; flores parvi, urceolati, subsphaerici, nutantes, ferruginei, nitentes. *E. Thwaitesii* Schlecht.
Pagina inferior foliorum albicans vel rubiginosa, pulverulenta (4).

4. Folia maculis magnis nigrescentibus conspersa ad 2 cm longa, valde coriacea; flores pallide ferruginei, angusti, subtubulosi; stamina filamento infra antheras obsoleto. *E. rotundifolia* Schlecht.
Folia haud maculis magnis nigrescentibus conspersa, saepissime immaculata, interdum nonnullis maculis parvis rubescentibus conspersa; flores ferruginei vel albi plus minus urceolati vel late ellipsoidei; perigonio lato; stamina sessilia. *E. kologa* Schlecht.

Espèces rares ou peu connues et que nous n'avons pu faire rentrer dans cette clef analytique, faute de renseignements: 1. *E. pyriformis* Hooker; 2. *E. fasciculata* Griffith.

Species nomine tantum notae (excludendae).

Elaeagnus cyanea Aiton ex Steud: Nom. 1, p. 544 (1821). *E. chrysophylla* Hort, an *E. ferruginea*? an *E. pungens* ssp. *reflexa*? an *E. Gussoni*?. *E. dulcis* Roxb.: Hort. Bengal. Nom. Ind. Or. — *E. fusca* Hort.: Pepin in Sem. Hort. univ. III, p. 304. — *E. latifolia* Loureiro: Flora Cochinchinensis, p. 113 (1790). — *E. nivea* Hort. Lavallée: Enum. des Arbres et Arbrisseaux cultivés à Segrez (1878). — *E. persica* Hort. Lavallée, in loc. cit. — *E. stricta* Hort. Lavallée, loc. cit.

Species exclusae.

Elaeagnus? *fusca*? Hort. Ch. Lemaire: L'Horticulteur universel (1843). — *E. paraguayensis* Parodi: Contribution à la Flora del Paraguay (1878). — *E. undulata* Hort. ex Index Sem. Hort. Genuens (1855).

Division du genre Elaeagnus.

La division en espèces du genre *Elaeagnus* présente de grandes difficultés car certaines espèces, répandues sur des aires géographiques très vastes et sous des climats divers, affectent une extrême variabilité de formes qu'il est parfois difficile de délimiter. Ces difficultés ont été éprouvées par notre illustre prédécesseur, von Schlechtendal dans ses études sur les Eléagnacées et il nous en fait part, non sans amertume, dans Linnaea XXX. (1860). Voici à peu près en quels termes il s'exprime:[1] „Muni de presque tous les livres nécessaires, de l'herbier Sprengel, de l'herbier De Candolle; pouvant utiliser les plantes vivantes des Jardins de Halle et de Berlin, je croyais le travail facile, je pensais pouvoir établir les diagnoses sur des traits certains et clairs, surtout après la première étude que j'avais faite dans le Prodromus D. C., mais bientôt, j'ai constaté que les Eléagnacées, s'étendant de l'Europe à la Chine, présentaient une grande variété d'espèces et qu'il s'agissait d'un travail rempli de difficultés parfois insurmontables.

Ces difficultés tiennent à ce que 1. les échantillons sont le plus souvent incomplets; ainsi, le fruit mûr manque presque toujours; 2. les diagnoses que nous possédons sont très courtes; 3. les dessins bien faits sont rares; 4. les Eléagnacées donnent des fleurs tantôt en même temps que les feuilles, tantôt un peu plus tôt, d'où il arrive que certains spécimens florifères ne pré-

[1]) Traduit du latin.

sentent que de jeunes feuilles bien différentes des feuilles adultes; 5. avec un seul rameau, il est impossible de déterminer le mode de ramification ni la manière d'être de toute la plante; 6. le fruit change de forme en se développant, et avec un fruit vert, il est impossible de reconnaître ce qu'est le fruit quand il est mûr; 7. les plantes ligneuses ont sur le même sujet des rameaux différant par l'élongation des nœuds et l'abondance des feuilles, et l'on ne peut juger de l'évolution de la feuille que si l'on a un rameau complet. Nous avions espéré trouver des caractères décisifs dans la forme des poils, mais notre espérance a été déçue; il nous paraît préférable de nous adresser au fruit dont les caractères sont rarement employés dans les diagnoses. De tout cela, il faut conclure que notre étude n'aura pas une grande valeur et nous appelons à notre aide tous les botanistes et voyageurs pour prouver ce qui est vrai et expurger ce qui est faux dans notre étude."

En 1894, J. D. Hooker (Bot. mag.) écrivait: ,,In no genus of shrubby flowering plants are the species more difficult of definition by characters of habit and foliage than are those of *Elaeagnus*." A notre tour, nous avons éprouvé toutes ces difficultés, mais les nombreux matériaux et les renseignements de toute nature qui nous ont été communiqués nous ont permis d'en résoudre le plus grand nombre, surtout après une étude minutieuse de la fleur et des caractères anatomiques des différentes parties de la plante. Cependant nous avons cru faire utilement appel aux témoignages des deux savants botanistes que nous venons de citer afin qu'il nous soit accordé la plus grande indulgence dans l'appréciation des imperfections contenues dans notre travail. Nous avons donc modifié sur bien des points la division spécifique établie par von Schlechtendal, et pour toutes les espèces nous avons composé de nouvelles diagnoses s'opposant les unes aux autres par leurs termes correspondants et en ayant soin de les faire suivre d'indications très précises sur les spécimens ayant servi à les établir, de façon à éviter toute confusion possible à l'avenir.

Parmi les caractères spécifiques auxquels nous avons eu le plus souvent recours, il faut citer en premier lieu: la pérennité ou la caducité des feuilles, le port de la plante, la forme des fleurs, leur disposition sur les rameaux, la présence ou l'absence d'un disque saillant, la forme du style, la dureté des noyaux des fruits, la glabrescence ou la pubescence de la face supérieure des feuilles, la longueur du filet des anthères, etc.; en second lieu, la forme, la texture, la consistance et le revêtement de la face inférieure des feuilles, la pubescence ou la glabrescence du style, du disque et des étamines, la hauteur relative de la pointe du style et des anthères, la longueur du pédoncule floral, la présence ou l'absence de macules sur les feuilles, etc.

Ces derniers caractères sont beaucoup moins fixes que les premiers et ont tantôt une ,,dignité spécifique", tantôt une valeur moindre. Enfin, ajoutons que certains caractères d'ordre biologique demeurent parmi les plus importants. Pour déterminer avec

sûreté une plante du genre *Elaeagnus*, il importe en effet de savoir, par exemple, s'il fleurit au printemps ou en automne, si ses fleurs apparaissent en même temps que les feuilles ou après, si elles sont situées à la base, à la pointe ou tout le long du rameau, si ses feuilles sont persistantes ou non, si le pédoncule floral s'allonge ou demeure invariable pendant la maturation du fruit, etc., etc.

C'est par ces caractères biologiques que les affinités spécifiques se trouvent établies de la façon la plus sûre, beaucoup plus que par les caractères morphologiques car les *Elaeagnus* sont assez variables de formes suivant le milieu.

Cette variabilité nous oblige à dire ce que nous avons convenu d'appeler espèce. D'après Cuvier „l'espèce est la collection des individus nés les uns des autres ou issus de parents communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux. „Mais cette définition ne peut être prise pour base dans un travail sur la systématique, car la généalogie des individus nous est inconnue. Nous nous sommes donc inspiré de celle qu'a donnée A. de Candolle dans son traité de Physiologie, p. 686 „Nous réunissons, dit- il, sous le nom d'espèce tous les individus qui se ressemblent assez entre eux pour que nous puissions croire qu'ils sont sortis d'un seul être ou d'un seul couple". Il était donc nécessaire, au début de notre travail, d'acquérir une idée de l'étendue des variations susceptibles d'être présentées par quelques espèces d'*Elaeagnus*, au point de vue de la spinescence, de la pubescence, de la forme, de la texture des feuilles, etc. et nous sommes parvenus à ce résultat par l'observation d'espèces cultivées dans différents arboretums de notre région ainsi que par l'examen de nombreux spécimens d'Herbiers.

Mettant à profit ces observations, nous avons donc réuni avec quelque certitude sous les mêmes noms spécifiques des formes précidemment séparées, après avoir reconnu que les caractères qui servaient à les distinguer étaient de ceux dont nous avions constaté la variabilité.

Dans certains cas douteux, l'anatomie comme des considérations d'ordre géographique nous ont été également très précieuses, et pour indiquer avec précision les principes qui nous out guidé dans notre travail de classification, nous dirons: que nous avons considéré comme appartenant à la même espèce les individus qui ne différaient pas plus entre eux que d'autres semblables que l'on sait issus d'une souche commune, et cela avec d'autant plus de certitude qu'ils étaient répartis sur une aire géographique continue et qu'ils présentaient les mêmes caractères anatomiques. D'autre part, nous avons admis avec A. De Candolle (28) que „deux espèces pour être distinctes doivent être nettement caractérisées et n'être pas reliées par des formes intermédiaires non hybrides".

Nos espèces sont donc des „espèces linnéennes" et nous avons réservé le nom de sous-espèces aux espèces dites „jordaniennes".

Elaeagnus hortensis M. B.

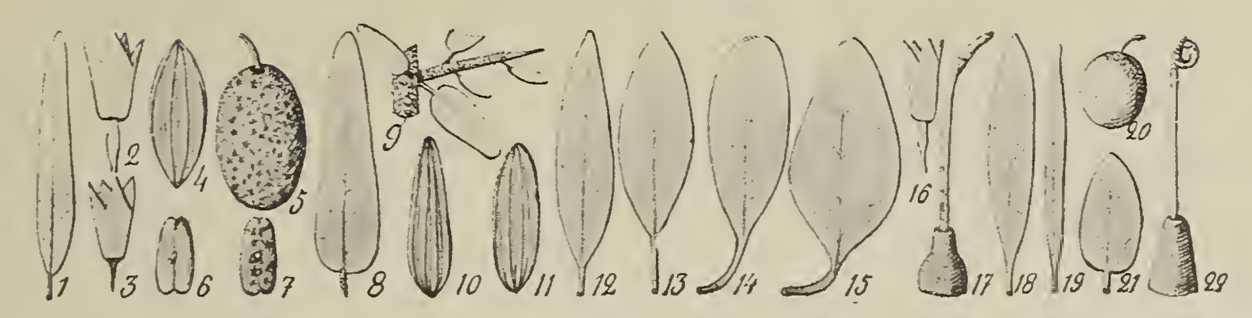


Fig. 7.

Elaeagnus hortensis M. B. — 1—10, ssp. *angustifolia* (Schlecht.) Serv.; 1—5, *α typica* Serv.; 8—10, *β orientalis* (L.) Serv. (3, fleur stérile; 4, 10, noyau de l'induvie; 5, fruit); 11—12, ssp. *littoralis* Serv.; 13—15, ssp. *continentalis* Serv. (12, *α igda* Serv.; 13, *β oblonga* Serv.; 14, *γ latifolia* Serv.); 16—21, ssp. *songorica* (Schlecht.) Serv. (17, disque et style de la fleur; 18, *α oxycarpa* Serv.; 19—20, *δ microcarpa* Serv.; 21, *γ microphylla* Serv.); 22, disque et style de la fleur de ssp. *Moorcoftii* Wall. (Schlecht.) Serv.

Marshall a Bieberstein: Flora Taurico-Caucasica (1808). Schlechtendal in D. C. Prodromus, XIV, p. 606 (1857) et in Linnaea XXXII, p. 304 (1863). Boissier: Fl. orient, IV, p. 1056 (1879).

Frutex vel arbor, 6—7 m altus, inermis vel spinescens; ramulis candicantibus, pubescentibus; ramis nudis, fuscis, nitentibus.

Folia annua, lanceolata, lanceolato-linearia, elliptica vel ovata, utrinque argenteo-lepidota, supra interdum viridia glabriuscula; petiolo canaliculato, albo; lamina, 2—10 cm longa, 8—20 mm lata.

Flores in axilla foliorum juniorum siti, subterni, 1—3, erecti, patentes, argenteo-lutei; limbus perigonii campanulatus vel subcampanulatus vel tubulosus, extus sericeus, intus luteus, glaber, fragans; lobi triangulares, acuti, aequales vel breviores quam pars integra perigonii; stylus nudus vel pubescens, apice tantum involuto, antheras superans; stigma stylo dimidio brevius, ad basem sulco papilloso prolongatum; antherae subsessiles nudi vel pubescentes; discus valde prominens, conicus, turbinatus, basem styli cingens; tubus perigonii ellipsoideus, infra limbum attenuatus, basi dilatatus; pedicellus brevis, firmus, 3—5 mm lg.; limbus perigonii, pars integra 3—5 mm lg.; lobis 3—4 mm lg.

Fructus olivaeformis, interdum pisi magnitudine, interdum diametro dactylum aequans; nucleo osseo, durissimo, costis octo, latis, minime prominentibus, percursus.

Hab. China occidentalis, Sibiria merid., Turkestan, Thibet, Afghanistan, Persia, Asia min., circum Mediterranea, Ponticum mare.

1. { Flores campanulati, 3 mm lati; stylus glaber, antheras superans; discus non pilosissimus (2).
   Flores tubulosi, haud 3 mm lati; stylus non antheras superans; discus pilosissimus (4).

2. { Folia lanceolata vel linearia, basi plus minus obtusa; petiolo 10 mm brevior; limbus ter vel septies longior quam latus.
   ssp. *angustifolia* (Linné) Schlecht.
   Folia elliptica utrinque acuta vel ovato-elliptica; petiolo 10 mm longo vel longior; limbo brevi (3).

3. Folia elliptica, 5 cm circiter lg. vel aliquantulum longiora, basi et apice acuta, maxima latitudine in media parte; limbus ter longior quam latus; fructus circiter 20 mm lg., ellipsoideus, rubescens, paululum pubescens; nucleus longe ellipsoideus haud utrinque acutus. ssp. *littoralis* Servettaz.
Folia breviora quam 5 cm, saepissime brevia et lata; limbus haud ter longior quam latus; fructus parvus, 10—12 cm circiter longus, globulosus, squamis albis dense opertus; nucleus ellipsoideus medio inflatus, utrinque acutissimus. ssp. *continentalis* Servettaz.

4. Stylus pilis nonnullis munitus, apice flexuosus sed haud involutus; flores foliaque varia; fructus parvus, rotundatus, tectus albis squamis. ssp. *songorica* (Bernh.) Schlecht.
Stylus glaber, apice involutus; pars integra limbi perigonii 4 mm lg., lobis, 2 mm $^1/_2$ lg.; folia lanceolata, circiter 4 cm lg.; fructus magnus edulis. ssp. *Moorcroftii* Wall. (Schlecht.) Servettaz.

Rem. Le nom d'*Elaeagnus hortensis* a été créé en 1808 par Marshall a Bieberstein (Flora Taurico-Caucasica), afin de réunir dans une seule espèce: *E. angustifolia* L (foliis lanceolatis), *E. orientalis* L. (foliis oblongis ovatis opacis), *E. spinosa* L. (foliis ellipticis). La fusion de ces 3 espèces nous paraît judicieuse, mais nous ne pensons pas qu'il y ait lieu de maintenir la division suivante, établie par le même auteur ,,*E. hortensis* M. B.:

α Inermis; foliis lanceolatis lucidis; fructu insipido.
β Inermis; foliis lanceolatis lucidis; fructu dactyliformi eduli.
γ Inermis; foliis ovalibus opacis; fructu dactyliformi eduli.
δ Spinosa; foliis lanceolatis; fructu ut in α.“

En effet, la spinescence ne peut fournir de bons caractères pour la classification des *Elaeagnus* car nous avons constaté qu'elle est extrêmement variable: elle diminue avec l'âge de la plante; elle peut même disparaître complètement par l'effet de la culture; enfin, sur une même plante, certains rameaux sont spinescents tandis que d'autres sont inermes. Quant aux caractères tirés de la saveur des fruits, ils ne sont pas toujours très nets, et en tous cas, ils ne sont pas d'un emploi commode car ils font souvent défaut dans les collections.

A cette division, nous en avons substitué une autre, basée sur la forme des feuilles, des organes floraux et du noyau des fruits. Nos sous-espèces sont réunies, comme nous l'avons constaté, par de nombreuses formes intermédiaires, ce qui démontre bien qu'elles ne constituent qu'une seule espèce; en outre, leurs caractères spéciaux s'expliquent assez bien par l'influence du milieu. Ainsi *E. hort.* ssp. *littoralis* est une forme adaptée au climat du littoral méditerranéen et des îles de l'Archipel; *E. hort.* ssp. *continentalis*, au Plateau de l'Iran; *E. hort.* ssp. *songorica*, aux régions désertiques du Turkestan; *E. hort.* ssp. *Moorcroftii* aux plateaux élevés du Thibet; *E. hort.* ssp. *angustifolia*, aux régions moyennes de l'Europe et de l'Asie.

E. hortensis ssp. **angustifolia** (Linné) Schlecht.

Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 609 (1857).
Syn.: *E. angustifolia* Linné: Hort. Ups. p. 31 (1748). Sp. Pl. 176, 177 (1753).

A. Pagina inferior foliorum veterum haud tomentosa; folia juvenilia non vel aliquantulum tomentosa; basi attenuata sed non acuta; fructus ellipsoideus, argenteus, 12—15 mm longus, valde pilosus; nucleo utrinque acuto bis longiore quam lato, circiter 10 mm lg. *α typica* Servettaz.

(a) anthera nuda. s. v. *gymnanthera* Servettaz.

(b) anthera pilosa. s. v. *lepidanthera* Servettaz.

B. Pagina inferior foliorum tomentosa; folia basi rotundata; fructus rubescens prorsum pilosus, 20—27 mm longus; nucleo elongato, ter longiore quam lato, 20—22 mm lato. *β orientalis* (L.) Servettaz.

E. hort. ssp. *angustifolia* α **typica** s. v. **gymnanthera** Serv., var. nov.

Rauw: It. 276 (1583). Dodon: Pempt. VI, 3, 16 (Gravure de Clusius [1618]). Tournefort: Inst. Cor. p. 53 (1703). Moench: Meth. Plantas hort. bot. et agri. Marburgensis (1744). Mill. Dict. no. 2 (1733). Linné: Hort. Ups. p. 31 (1748); Sp. Pl. 176—177 (1753). Georgi: Beschreib. d. Russ. 4, p. 472 (1775). Pallas: Flora Rossica V, I, 10, t. IV (1784). Lamark: Flore française, 2. ed. p. 1068 (1795). Sibthorp: Fl. Graeca (1806). M. a Bieb: Flora Taur. Cauc. (1808). Richard: Mon. Eléag. (1823). Lindley in Bot. Register, t. 1156 (1825). Ledebour: Flora Rossica, v. III, p. 551 (1831) et Fl. alt. I, p. 153 (1833). Colla: Herb. Pedemontanum (1836). Loudon: Encycl. Trees and Shrubs (1837). C. Koch: Synopsis, p. 319 (1837) et Linnaea XVII, p. 310 (1843). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 609 (1857) et Linnaea XXXII, p. 304 (1863). Ritter: Geogr. vol. XVII (1859). Koch: Dendrologie, p. 390 (1872). Boissier: Fl. orient. IV, 1056 (1879). Hance: Journ. bot. p. 356 (1883). Blackwell: Journ. of Linn. Soc. no. 177 (1894).

Syn.: *Zizyphus albus* Clusius: Hist. p. 29 (1557). *Zizyphus Cappadocicam* Dodon: Pempt. 807, (1618). *Olea sylvestris septentrionalum* Lobel. *Oliva bohemica* Matth. Vulgr. v. I, p. 178 (1680). *Elaeagnus orientalis angustifolius* fructu parvo, Tournefort: Institut. p. 165 (1703). *E. inermis* Mill.: Dict. no. 2 (1733). *E. spinosus* Mill: Dict. no. 2 (1733). *E. angustifolia* L: Sp. pl. p. 121 (1753). *E. spinosa* Linné: Sp. Pl. (1753). *E. Matthioli* ex Linné: Sp. Pl. (1753). *E. angustifolia* (α) inermis, foliis lanceolatis, lucidis, fructu insipido; (β) inermis, foliis lanceolatis lucidis, fructu eduli; (δ) spinosa, foliis lanceolatis, fructu ut in α, Marshall a Bieb.: Fl. Taur. Cauc. II, p. 41 (1808). *E. hortensis* M. B α *angustifolia* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857). *E. spinosa* Dippel: Handb. der Laubh. III (1903). *E. flava* Hort. ex Hand list. Nom. vulg. *Chalef, Olivier de Bohême* (France), *Schmalblättriger Oleaster, Ölweide* (Allemagne), *Jerusalem Willow* (Angleterre), *Albero di Paradiso, Cinamommo* (Espagne), *Djida* (Turquie), *Sindschid* (Perse).

Arbrisseau ou arbre , de 5 à 12 m de hauteur, épineux ou inerme; épines de 3 à 4 cm, noirâtres, luisantes, très aiguës et aphylles; jeunes rameaux blanchâtres, recouverts d'écailles argentées; rameaux de la deuxième année, glabres, noirâtres, très luisants, présentant quelques lenticelles dont la plus grande dimension est dirigée transversalement. Ces rameaux, d'abord dressés ou étalés, deviennent retombants au bout de quelques années et portent à l'automne de nombreuses brindilles desséchées à la base desquelles se sont développés de gros bourgeons pyra-

midaux verdâtres, destinés à produire de nouveaux ramules au printemps suivant (adaptation au froid ou à la sécheresse).

Feuilles en lancettes, souvent un peu dissymétriques et recourbées sur le côté, aiguës à la pointe, atténuées à la base; la plus grande largeur située en deçà du milieu de la longueur, c'est-à-dire du côté du pétiole; le dessus du limbe, verdâtre, argenté avec de nombreuses écailles de forme plus ou moins arrondie et particulièrement nombreuses sur la nervure médiane qui paraît poussiéreuse; cet éclat argenté est d'autant plus vif que la plante vit dans un pays plus froid et que la feuille est plus jeune; le dessous des feuilles, d'un blanc très argenté non tomenteux dans les feuilles adultes, mais en certains cas subtomenteux dans les jeunes feuilles à leur sortie du bourgeon; marge très régulière, très entière; 8—10 nervures primaires paraissant bifurquées au voisinage de la marge; longueur du limbe, 30—70 mm; largeur, 10—13 mm; pétiole blanchâtre, large, un peu aplati, faiblement canaliculé, recouvert de poils argentés, long. 5—8 mm. Dimensions de quelques feuilles: 7 . 72 . 11 — 6 . 60 . 12 — 7 . 40 . 11 — 6 . 45 . 13 — 5 . 50 . 13 — 6 . 40 . 7. (Ces feuilles ont été très bien représentées par Lindley et Loudon, loc. cit.)

Fleurs dressées ou subdressées, au nombre de 1—3 à l'aisselle des 5—10 premières feuilles des rameaux (mai-juin). Le limbe du périgone ou partie dilatée du périgone est subcampanulé, subquadrangulaire, court et large, long. 4—5 mm, glabre et d'un jaune serin à l'intérieur, couvert d'écailles argentées à l'extérieur; les lobes sont triangulaires, glabres ou avec quelques poils étoilés sur la face interne, recouverts de poils écailleux argentés à l'extérieur, de même longueur ou plus courts que la partie entière du limbe du périgone. Le tube du périgone ou partie étroite du périgone, resserré autour de la base du carpelle, est ellipsoïde, renflé au-dessous du milieu de sa longueur, long. 3 mm. Dans les fleurs stériles, cette région est excessivement réduite. Le style est épais, cylindrique, parcouru dans toute sa longueur par une gouttière stigmatique à bords papilleux, recourbé en crosse à la pointe et dépasse les anthères. Il existe des fleurs brachystylées et des fleurs longistylées, mais la brachystylie est souvent provoquée par une torsion du style lequel prend alors vaguement la forme d'un 4. Les anthères sont allongées, glabres, subsessiles, fixées vers le milieu de leur longueur, de hauteur égale à la moitié de celle des lobes. Le disque est très proéminent, conique et s'élève dans le fond du périgone autour de la base du style. Il est glabre à l'extérieur et porte quelques poils étoilés sur le pourtour du canal central.

Le fruit (induvie) est insipide, non comestible, ellipsoïde, recouvert de nombreuses écailles argentées; long. 9—14 mm; larg. 6—10 mm; son noyau est ellipsoïde, doublement aigu, de forme très régulière, noirâtre quand il est sec avec huit bandes fibreuses jaunâtres méridiennes non proéminentes, parcourues par un ou deux filets noirâtres, et de largeur à peu près égale à celle

de la bande noire qui les sépare; le pédoncule est court, assez fort; long. 3 mm.

Hab. De la Chine orientale à l'Extrême Occident, entre le 30° et le 50° de latitude nord, à l'altitude de 0—1500 m; principalement le long des cours d'eau et autour des mers et des lacs. On le trouve aussi en Amérique dans les anciennes possessions espagnoles où il a été importé.

Indiquons quelques-unes de ses stations:

Chine: Kansuh: South of Hoang-ho (Maxim. in H. H. P.). Chine (Blackwell in J. of Lin. Society (1894), no. 177). Pékin (H. D. C.).

Sibérie: Fl. Jemba ex Pallas: Flora Rossica.

Turkestan: Le long des cours d'eau; cultivé sous le nom de Djida (P. Jaccard in H. B.). Plateau du Pamir (Fedtschenko, inéd.) Turkestan chinois: In paradiso regio; Ha-mi (Marie ex J. bot. Hance, p. 356 [1883]).

Inde: Mentionné dans (The forest flora of W. West and Central India by J. Lindsay et Dietrich Brandis).

Egypte: de Karnak à Tshibardy; Kulan, Tsheka, Sulundak;

Russie: Caucase (Meißner in H. L. B.; Lipsky: Fl. Kauk.; Marshall a Bieberstein: Fl. Taur.-Cauc.; Köppen: Geogr. Verbr.). Bessarabie (H. B.). Asie Mineure: Dans la campagne d'Araxis, province d'Erivan, sol trachitique, alt. 2700 pieds — dans la prov. de Schirwan, bords du fleuve Kur, sol marno-argileux, alt. 200 à 500 p. — vallée du fleuve Tschomk, sol calcaire et porphyrique, alt. 2—4000 pieds (Koch in Linnaea XXII, p. 614). Transcaucasie (J. Medwedew: Abriss der Transkauk.). Mont Liban, prope Gezzin, alt. 1000 m. — Paphlagonie, Vilajet Kastambuli (Sintenis in H. B.). Constantinople (Castagne in H. Del.). — In sylvula ad Kawantschaï in distr. Elisabethpol (Fischer et C. Meyer in H. D. C.). — Ce spécimen a été décrit par Schlechtendal dans Linnaea XXXII; son fruit n'a pas 8 ou 9 côtes comme il est dit dans cette description, mais bien 8 comme chez tous les *Elaeagnus*.

Bulgarie: à Pontum où il est spontané, épineux (Velenowsky: Fl. Bulgarica); Salonique, Belgrade (Jaresie: Beitr. zur Fl. von Salonisk und Belgrad).

Hongrie: Cultivé en Hongrie (Neilreich: Fl. de Hongrie).

Autriche: Sawerthal où il est spontané (Buhse).

Italie: En Piémont, dans la vallée d'Aoste et autour de Trévise (de Lamark et de Candolle: Fl. française).

Allemagne et **Suisse:** En différents jardins botaniques.

France: En Provence, près de Gardane où il croît naturellement dans les lieux humides (de Lamark et de Candolle: Fl. française). Les Gravanches, Puy-de-Dôme (no. 1231 Reverchon in H. B.). Parc de la Tête d'Or, à Lyon où il été importé par les Chevaliers de Rhodes ex Schlecht. in Linnaea XXX; en différents jardins botaniques.

Espagne: Royuela, lieux humides et rocheux sur le calcaire à 1400 m, rare (no. 979. Reverchon in H. B.). Abbacete in collibus ad Alcaraz, 600—700 m (no. 739 Porto et Rigo in H. B.). Régions inférieures et submontagneuses, province de Valence, Grenade, Guejar, Bétique; souvent cultivé dans toute l'Espagne centrale et orientale; çà et là dans le Centre. (Willkomm: Prodr. Fl. Hispaniae, 1, p. 302). Aragon, çà et là; à Çuarte, prov. Santa-Fé. Belmonte au pied des monts Tolaka. Catalogne, rives du fleuve Bizos, prov. Moncada (Willkomm: Suppl. Prodr. Fl. Hisp.). Iles Madères où il a vraisemblablement été importé (no. 95 Favrat in H. B.).

Algérie: Oasis de Tuggurt (H. B.). Cité dans „Flore de l'Algérie" par Battandier et Trabut.

E. hort. ssp. *angustifolia* α **typica** s. v. **lepidanthera** Serv., var. nov.

La sous-variété que nous avons dénommée *gymnanthera* (anthères glabres), comprend la presque totalité des formes de ssp. *angustifolia* α *typica*; quant à la sous-variété dite *lepidanthera* (anthères avec quelques poils écailleux), nous ne l'avons trouvée représentée parmi un grand nombre de spécimens (une centaine environ) que par 2 échantillons seulement: 1°, le no. 1477 Bourgeau in H. M. P. et in H. L. B., sous l'étiquette „*E. hortensis*. Bords du Rio Grande, à Baza, Espagne, où il est abondant, spontané"; 2°, le no. 267 de l'Herbier du Muséum de Leyde, sous l'étiquette „*E. hortensis* M. B. (Grèce)".

E. hort. ssp. *angustifolia* β. **orientalis** (Linné) Serv., comb. nov.[1])

Syn.: *Olea sylvestris*, folio mollo incano (Bauhin: Pin. 472 (1623). *E. tomentosa* Moench „foliis oblongo-ovatis, subtus subtomentosis, supra viridibus" (Moench: Method (1744)). *E. orientalis* Linné: Mantisse, S. 41 (1767). *E. incanus* Lamark: Flore française, 2ème édit. p. 1068 (1778). *E. orientalis* Pallas: Fl. rossica, 10, t. IV (1784). *E. hort. γ inermis* „foliis latioribus, fructu dactyliformi". M. a Bieb.: Fl. Taur-Caucas. (1808). *E. argentea* Colla: Hort. Ripul., p. 49, t. 28 (1824). *E. emarginata* Colla: Herb. Pedem. (1833). *E. hort. γ orientalis* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 610 (1857). *E. laetevirens* Lindberg: Soc. Sc. Fennicae, t. 10 (1875). *E. sativa* Hort. Dippel: Handb. Laubholz. III, p. 207 (1893). *E. indicus* in H. Del.

Rameaux spinescents, d'un blanc argenté et très tomenteux quand ils sont jeunes; épines blanches, couvertes de poils et portant quelques feuilles.

Feuilles ovales elliptiques, obtuses à la pointe, fortement dilatées à la base, parfois subcordées, tomenteuses sur leurs deux faces, douces au toucher, verdâtres à la face supérieure, blanches à la face inférieure; marge régulière; pétiole court.

---

[1]) Cette forme a été bien représentée par Pallas dans Flora Rossica, tab. no. 5; nous la décrivons surtout d'après ce document et d'après un spécimen de Pallas que nous trouvons dans l'Herbier Delessert à Genève et provenant de l'Herbier Burman.

Dimensions de quelques feuilles: 5 . 52 . 12 — 6 . 50 . 17 — 5 . 60 . 22 — 6 . 58 . 25 — 6 . 65 . 30.

Fleurs naissant au nombre de 1—3 à l'aisselle des premières feuilles des rameaux de l'année, mais en moins grand nombre que dans la forme *E. hort. angustifolia α typica*; limbe du périgone subcampanulé (longueur de la partie entière, 5,5—6 mm; larg. 3,5 mm; lobes 2,5—3 mm.).

Fruits (induvie) rouges, de forme ovoïde, de grande taille, renflés du côté opposé au pédoncule; chair pulvérulente et peu savoureuse quand elle est sèche; noyau dur, oblong, subaigu du côté opposé au pédoncule, renflé à la base, parcouru par 8 bandes jaunâtres, fibreuses, non saillantes. Le fruit du spécimen de Pallas a les dimensions suivantes; drupe: long. 25 mm; larg. 15 mm; noyau: long. 21 mm; larg. 7 mm. (Il nous est parvenu de Madrid sous le nom d'*Elaeagnus orientalis* un fruit de même forme, mais un peu plus grand que celui représenté par Pallas.)

Hab. Cultivé dans différents jardins botaniques: Lyon, Rome, Madrid, etc., dans l'arboretum de M. de Vilmorin à Les Barres (Loiret). Ad mare Caspian (Pallas in H. Del.). Somerat in H. Del.

Rem. 1°. Tous les renseignements que nous possédons sur cette plante nous portent à la considérer coume une forme issue de l'*E. hortensis* ssp. *angustifolia α typica* par les effets de la culture. Ses caractères les plus distinctifs: tomentosisme des feuilles et des rameaux, élargissement des feuilles à leur base, sont en effet des plus variables comme il nous a été donné de le constater. Ainsi, à la suite d'une taille pratiquée sur un *E. hort.* ssp. *angustifolia α typica*, nous avons vu se former des jets très vigoureux dont les feuilles avient tous les caractères de celles de l'*E. hort.* ssp. *angustifolia β orientalis*. Ces caractères paraissent donc bien liés à une nutrition abondante et l'on comprend qu'ils aient pu se développer par les soins culturaux.

2°. Dans sa Monographie des Eléagnées (1823), A. Richard fait de l'*E. orientalis* L. une espèce distincte qu'il décrit d'après un spécimen de l'Herb. Delessert et qu'il sépare de *E. angustifolia* L. parce que „ses feuilles sont obtuses, non recouvertes d'écailles argentées, mais tomenteuses et blanchâtres sur les deux faces, et que ses fleurs sont toujours solitaires". Or, nous avons examiné à nouveau l'échantillon de l'Herb. Delessert et nous avons reconnu que Richard s'était trompé sur le nombre des fleurs. Celles -ci apparaissent en effet solitaires, mais avec quelque attention on découvre, de part et d'autre de la base de leur pédicelle, les cicatrices des fleurs qui se sont détachées du rameau; de sorte que chez *E. orientalis* L., aussi bien que chez *E. angustifolia* L., c'est par trois que naissent les fleurs à l'aisselle des jeunes feuilles. Il ne reste donc plus pour délimiter ces deux espèces que les formes différentes de leurs feuilles; or, nous savons que les caractères tirés de ces formes sont des plus variables et qu'ils ne sauraient justifier la division établie par Linné et maintenue par Richard, à la suite de l'examen d'un échantillon incomplet.

3°. A. Colla, dans son Herbarium Pedemontanum, propose le nom de *E. emarginata* pour une espèce douteuse dont voici la diagnose: „*E. angustifolia* L.? Biroli hb. *E.* inermis, foliis ovato-oblongis, basi subcordatis, apice leviter emarginatis; supra viridibus opacis; subtus ramiisque albido tomentosis; floribus 4-fidis, sessilibus, subsolitariis".

Pour nous, cette diagnose s'applique avec beaucoup de certitude à l'*E. orientalis* L. dont les feuilles, en certains cas paraissent en effet un peu émarginées vers la pointe. Du reste, il faut remarquer qu'une première détermination du spécimen de l'herb. Biroli (*E. angustifolia* L.?), indique bien une plante qui serait voisine de l'*E. angustifolia* L.

E. hortensis M. B. ssp. **littoralis** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Syn.: *E. orientalis latifolius,* fructu maximo. Tournef.: Cor. 53 (1703). *E. spinosa* L.: Sp. Pl. 176—177 (1753). *E. hort. β inermis* M. Bieb: Fl. Taur. Cauc. (1808). *E. inermis* Ledebour: Flora Rossica, p. 551 (1831). *E. angustifolia* Sibthorp: Flora Graeca (1806). *E. orientalis* Delille.

Rameaux épineux ou non. Feuilles elliptiques doublement aiguës, dilatées au milieu de leur longueur, longuement pétiolées, papyracées mais de consistance plus ou moins ferme suivant les provenances, verdâtres au-dessus, argentées au-dessous; 4—5 nervures primaires peu distinctes; longueur du limbe égale à 3 fois sa largeur environ (long. 40—80 mm; larg. 12—25 mm; pétiole 10—15 mm).

Fleurs un peu plus grandes que celles de *E. hort. ssp. angustifolia α typica,* 1—3 à l'aisselle des jeunes feuilles, mais une seule, rarement 2, donnent un fruit arrivant à complète maturité, limbe du périgone subcampanulé, d'un jaune serin ou rougeâtre à l'intérieur (long. de la partie entière, 5—6 mm); lobes triangulaires aigus, 4 mm; tube du périgone ellipsoïde, renflé vers sa base, 3—4 mm; pédicelle généralement plus fort et plus allongé que dans *E. hort.* ssp. *angustifolia*: 4—6 mm (la longueur totale du pédicelle et du tube du périgone est sensiblement égale à celle du reste de la fleur).

Fruit (induvie) ellipsoïde, rougeâtre, avec quelques écailles blanches, comestible, de grande taille, long. de 13—23 mm. Le noyau est subcylindrique et arrondi à ses extrémités. Comme dans les autres formes de l'*E. hortensis*, il est dur, épais et présente 8 côtes fibrenses peu saillantes.

Hab. *E. hortensis* ssp. *littoralis,* remarquable par le grand développement de ses feuilles et de ses fruits, parait être une forme adaptée au climat chaud et humide des côtes orientales de la Mer Méditerranée et de ses îles.

Chypre (no. 688 Sintenis et Rigo in H. M. P.). Smyrne (no. 2536 Aucher-Eloy in H. Del.). Samos (no. 593 Dr. Forsyth

Major in H. B.). Attique (In arenosis Phaleris non vulgaris, ex. Hildreich in H. B.).

E. hortensis ssp. **continentalis** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Syn.: *E. inermis γ* M. Bieb: Fl. Taur. Cauc. (1808). *E. inermis γ* et *E. spinosa* Led.: Fl. Ross. p. 551 (1831). *E. tifliensis?* Fish et Visiani: Orto bot. di Padowa, p. 77.

Cette forme se distingue de la précédente: 1⁰ par des feuilles plus courtes, de forme plus ovale et paraissant plus longuement pétiolées toutes proportions gardées; 2⁰ par des fruits plus petits et dont le noyau au lieu d'être subcylindrique est ellipsoïde, fortement renflé dans le milieu et souvent très aigu à ses extrémités.

Elle nous paraît adaptée au climat du Turkestan et du plateau de l'Iran. Nous l'avons subdivisée comme il suit:

1⁰. Foliis ovatis vel breviter ellipticis utrinque subacutis vel subobtusis; 12—18 mm latis. *α igda* Servettaz.

2⁰. Foliis subspathulatis, ellipticis, oblongis apice rotundatis, basi attenuatis, 10—15 mm latis. *β oblonga* Servettaz.

3⁰. Foliis subrhomboidalibus, apice acutis, basi attenuatis, media parte latissimis, 20—30 mm latis. *γ latifolia* Servettaz.

E. hortensis ssp. *continentalis α* **igda** Servettaz, var. nov.

Syn.: *E. spinosa* L.: Sp. Pl. (1753). *E. inermis* Led.: Fl. Ross. VIII, p. 551 (1831). Nom. vulg. *Igda* (Turquie); *Pzchatt* (Arménie); *Sinjit* (Perse).

Rameaux le plus souvent inermes, mais devenant parfois-épineux. Feuilles ovales ou courtement elliptiques, aiguës aux deux extrémités; long. du limbe, 30—50 mm; larg. 12—19 mm; pétiole, 10—15 mm. Dimensions de quelques feuilles: 11 . 45 . 15 — 11 . 36 . 13 — 14 . 50 . 18 — 15 . 45 . 19.

Fleurs très peu différentes de celles de *E. hortensis* ssp. *angustifolia.*

Fruits (induvie) ellipsoïdes avec de nombreuses écailles blanchâtres; noyau ellipsoïde, subaigu à ses extrémités; long. 11—18 mm.

Hab. Afghanistan, Béloutchistan, Perse, Turkestan.

Afghanistan: Hari-rud Walley, Badghis, Paropamisus range, Khorassan (Atchison: Delim. Com. Afgh. 1884—1885 in H. B.). **Beloutchistan:** Quetta-Thal (Lace J. H. and Hemsley: A sketch of the veget. of Brit. Balutschistan). **Perse:** Aschabad ad vias (no. 255 Sintenis in H. Del.). Suluklii Saratowka ad fines Persicae (no. 644 Sintenis in H. Del.). **Turkestan:** Amou-Daria (Fedtschenko in H. B.); Cultivé au Turkestan pour ses fruits et s'élève jusqu'au-delà de 3000 pieds (Atchison in H. B.).

Rem. Entre cette forme à feuilles courtes et les formes à feuilles allongées: *E. hort.* ssp. *angustifolia* et *E. hort.* ssp. *littoralis,* prennent place un certain nombre de formes intermédiaires qui les relient entre elles.

E. hortensis ssp. *continentalis* β **oblonga** Servettaz, var. nov.

Rameaux inermes, d'un noir très foncé dès la 2ème année.

Feuilles courtes et larges (la longueur égalant environ la largeur), obovales, arrondies à la pointe, en coin à la base, d'un gris argenté sur les deux faces, long. 25—34 mm; 3—4 nervures primaires insérées sous un angle d'environ 45°, peu marquées sur les deux faces, pétiole grêle se raccordant insensiblement avec le limbe, long. 10—12 mm. Dimensions de quelques feuilles: 10 . 25 . 12 — 11 . 30 . 14 — 12 . 33 . 15.

Fleurs nombreuses, limbe du périgone de forme très campanulée; long. de la partie entière, 4—5 mm; lobes recouverts de poils à l'intérieur et dans leur moitié supérieure seulement; long. 2—2,5 mm; style ne dépassant pas les anthères; anthères allongées, de longueur égale à la moitié de celle des lobes, portées par un filet très court, inséré au milieu de leur longueur; disque présentant 4 lobes bien nets et séparés vers le sommet; tube du périgone, 3 mm; pédicelle, 3 mm.

Fruits inconnus.

Hab. Turkestan. D'après le no. 265 de l'Herbier du Muséum de Leyde, sous l'étiquette: „Flora of East. Turkestan - Igda - Narkand, alt. 4000 f; leg. Scully".

E. hortensis ssp. *continentalis* γ **latifolia** Servettaz, var. nov.

Syn.: *E. angustifolia* L. f. *latifolia* Bornmüller, no. 4574.

Rameaux inermes, verdâtres la première année, d'un brun acajou dès la deuxième année.

Feuilles ovales rhomboïdales, fortement dilatées dans le milieu, aiguës aux deux extrémités, également recouvertes de nombreux poils vert-argenté sur les deux faces et d'une longueur deux fois égale à la largeur, environ; 3—4 nervures primaires incurvées vers la pointe, peu saillantes; pétiole allongé, d'une longueur pouvant atteindre la moitié de celle du limbe. Dimensions de quelques feuilles: 12 . 42 . 27 — 11 . 41 . 15 — 10 . 48 . 17.

Fleurs de grandes dimensions, nettement campanulées, à pédicelle allongé; lobes, long. 2,5—3 mm; limbe du périgone (partie entière, 5 mm; tube du périgone, 2—3 mm; pédicelle, 5—6 mm.

Fruits (induvie) ellipsoïdes, allongés, grisâtres, longuement pédonculés, peu nombreux. Un fruit non mûr mesure: pédoncule, 6—8 cm; drupe, long. 18 mm.

Hab. Perse. Prov. Kerman (no. 4571 Bornmüller in H. Del.). Rahbur, in monte Kuh i Duvani, alt. 2600 m, prov. Kerman (no. 4574 Bornmüller in H. B.). Jardin de Kerman, alt. 1900 m (Bornmüller).

E. hortensis M. B. ssp. **songorica** (Fisch.) Servettaz.

Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 620 (1857).

Syn.: *E. orientalis angustifolius*; fructu rotundiore et subacido Tournefort: Inst. Cor. p. 54 (1703). *E. hort.* δ *spinosa* Marshall a Bieb.: Fl. Taur. Cauc. (1808).

E. songorica Fischer ex Traut. in Bull. Soc. Nat. Mosc. (1867). *E. songorica* Bernhard ex Trautw. *E. oxycarpa* Schlecht. in Linnaea XXX (1860).

1°. Limbo perigonii, 4 mm longo; foliis angustis, lanceolatis, haud superantibus 4 cm; ramis rectis, spinescentibus.
α oxycarpa Servettaz.

2°. Limbo perigonii, 6 mm longo:
(a) foliis 3—4 cm, ovatis, ellipticis, maxima latitudine in media parte, breviter petiolatis (3—4 mm); ramis tortuosis, inermibus.
β tortuosa Servettaz.
(b) foliis, 1—2 cm, ovatis, maxima latitudine in base, longe petiolatis (6—7 mm); ramis spinosis haud tortuosis.
γ microphylla Servettaz.

3°. Limbo perigonii, magnitudine ignota; foliis angustissimis valde lanceolatis, 6—7 cm longis, 6—7 cm latis; ramis inermibus; fructu parvo, globuloso, dense operto pilis argenteis, 5—6 mm longo.
δ microcarpa Servettaz.

Rem. *E. hortensis* ssp. *songorica* nous paraît être une forme d'adaptation de l'*E. hortensis* M. B., appartenant aux régions désertiques avoisinant la Mer Caspienne ou du sud de la Sibérie (Désert des Kirghiz). On la trouve dans les lieux humides, entre les dunes de sable et spécialement au voisinage des puits des nomades. Des formes de passage la relient aux sous-espèces plus occidentales à fleurs campanulées.

E. hortensis ssp. *songorica α* **oxycarpa** Servettaz, var. nov.

Syn.: *E. oxycarpa* Schlecht. in Linnaea XXX (1860).

Rameaux souvent pourvus de petites épines minces et très aiguës (1—2 cm).

Feuilles lancéolées, elliptiques, presque également argentées sur les deux faces; 3—4 nervures primaires indistinctes; limbe, long. 20—40 mm; larg. 6—10 mm; pétiole, 5—7 mm. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 40 . 7 — 7 . 25 . 6 — 5 . 32 . 4,5.

Fleurs tubuleuses, quadrangulaires, courtement pédicellées, à lobes redressés et glabres à l'intérieur; style recourbé en faucille à son extrémité, ne dépassant pas le niveau supérieur des anthères, stigmatique sur un tiers de sa longueur et portant quelques poils étoilés à sa base; anthères allongées, élargies à leur base, d'une longueur égale à la moitié de celle des lobes, le connectif prolongé vers le haut en une courte pointe; le filet très court, inséré au tiers de la longueur de l'anthère à partir de sa base; disque renflé en oignon à sa base et cylindrique dans sa moitié supérieure, très pubescent à l'intérieur, donnant vers le haut de nombreux poils formant une collerette entourant la base du style et visible au-dessus du disque; lobes, long. 2 mm, 5; limbe du périgone, 3 —4 mm; tube du périgone, 1—2 mm; pédicelle, 1—2 mm.

Fruit (induvie) ellipsoïde, petit, revêtu de poils argentés.

Hab.: Turkestan: Songor (Fisher, Bernhardi et Host. in H. D. C.; no. 32 W. Besser in H. L. B.). Demidoff in H. Del. In

arenis deserti Caspici (Pallas in Herb. Burman, in H. Del.). Ferghana (Middendorf: Einblicke in das Ferghanatal, in Mém. de l'Ac. Imp. des sc. de St. Pet. Série VII, t. XXIX. — Ivanoff: Note sur les sables du Ferghana in Arch. des M. scientifiques. — Koopman: Ferghana, s. Baum in Gartenzeitung, 1882).

Rem. Schlechtendal dans Linnaea XXX, a décrit, sous le nom d'*E. oxycarpa,* le spécimen no. 1939 Karelin et Kiriloff: „In locis subsalcis songariae ad fl. Lipsa et Ajagus". Nous avons examiné à nouveau ce spécimen dans l'Herbier Delessert et nous ne pensons pas qu'il y ait lieu de maintenir l'espèce *E. oxycarpa* Schlecht. En effet, le caractère distinctif de cette espèce étant emprunté à la forme de son fruit (induvie), nous avons reconnu que les fruits attachés au spécimen n'étaient pas mûrs et que l'on ne pouvait, par conséquent, en déduire la forme des fruits complètement développés; du reste ces fruits ne présentent rien de particulier et Schlechtendal, lui-même, a fait remarquer qu'il lui était impossible de porter un jugement sûr.

E. hortensis M. B. ssp. *songorica β* **tortuosa** Servettaz, var nov.

Rameaux inermes, tordus dès la première année; rameaux âgés de plus d'un an, lisses, rouge-brun, portant de nombreuses brindilles sèches.

Feuilles ovales-elliptiques, courtes, dont la plus grande largeur occupe le milieu de la longueur du limbe, à peu près également argentées et luisantes sur les deux faces; long. 25—40 mm; larg. 8—10 mm; pétiole 6 mm.

Fleurs nombreuses, très tubuleuses, d'un éclat trés argenté, nacré à l'extérieur, d'un jaune rougeâtre à l'intérieur; lobes triangulaires, aigus, redressés, souvent un peu incurvés à la pointe, abondamment recouverts de poils étoilés sur leur face interne; style ne dépassant pas les anthères, ne portant que 2 ou 3 poils; disque conique, court, s'élevant à peine au quart de la hauteur du limbe du périgone, presque glabre dans le canal central et ne laissant sortir que quelques poils, vers le haut, autour de la base du style; limbe du périgone, long. 4—5 mm; lobes 3 mm; tube du périgone, 2—5 mm; pédicelle, 3 mm.

Hab. Songor. D'après le spécimen: „Herb. hort. Petrop. — *E. hortensis* M. B. var. *inermis* Led. Songorica (Schreaa?)" in H. M. P. et in H. L. B. sub no. 292.

E. hortensis M. B. ssp. *songorica γ* **microphylla** Servettaz, var. nov.

Rameaux grêles, pourvus de courtes épines.

Feuilles petites, de 1 cm, 5 à 2 cm, 5 de longueur, ovales, souvent dilatées vers la base, douées d'un vif éclat argenté, sensiblement le même sur les deux faces; la nervure médiane marquée par un sillon blanchâtre à la face supérieure et faisant saillie à la face inférieure; 3—4 nervures primaires peu distinctes; pétiole grêle, de longueur égale au tiers ou à la moitié de celle du limbe: 6—7 mm.

Fleurs nombreuses, tubuleuses, d'un jaune rougeâtre à l'intérieur, d'un blanc argenté luisant à l'extérieur; lobes très aigus, fortement pileux à l'intérieur; long. 3 mm; limbe du périgone 5 mm; tube du périgone, 3 mm; pédicelle, 2 mm; style souvent glabre; disque trés développé s'élevant jusqu'à mi-hauteur et plus du limbe du périgone.

Fruits (induvie) petits, arrondis, recouverts d'un épais revêtement d'écailles nacrées; long. 9 mm; larg. 6 mm; pédoncule, 5 mm.

Hab. Anatolie: Ex no. 3115 J. Bornmüller in H. B.; Bélanger in H. Del.

E. hortensis ssp. *songorica* δ **microcarpa** Servettaz, var. nov.

Cette variété dont nous ne connaissons pas les fleurs est remarquable par l'étroitesse et la longueur de ses feuilles aussi bien que par la forme arrondie de ses fruits qui sont de la grosseur d'un petit pois. Les feuilles rappellent celles de ssp. *angustifolia* α *typica*, mais sont plus étroites et plus recouvertes de poils à la face supérieure. Dimensions de quelques feuilles: 9 . 60 . 7 — 10 . 70 . 7 — 9 . 74 . 6.

Hab. Désert des Kirghiz. Ex A. Lehmann in H. B.; Chaffangeon: Plantes de l'Asie Centrale in H. M. P.; sp. „E. hortensis. Gub. Astrakan, desertim Kirghisoreum in sabulites Naryn" in H. B.

E. hortensis M. B. ssp. **Moorcroftii** Wall. (Schlecht.) Servettaz.

Wall. list, no. 4031 (1828). Schlecht. in D. C. Prodr. XIX, p. 610, no. 3 (1857) et in Linnaea XXX (1860). Hooker: Flora of British India, Vol. V, p. 201 (1890).

Syn.: *E. Moorcroftii* Wall. Nom. vulg. *Sirsing* (Thibet).

Rameaux inermes ou spinescents.

Feuilles de même forme que celles de ssp. *angustifolia* α *typica*, c'est-à-dire longuement lancéolées et obtuses des deux côtés, rigides, verdâtres en dessus et argentées en dessous; pétiole canaliculé, blanchâtre, 5—7 mm; limbe, long. 25—70 mm, larg. 8—10 mm.

Fleurs tubuleuses, légèrement campanulées; lobes triangulaires, présentant quelques poils vers la pointe à la face interne, 2,5—3 mm; limbe du périgone, 4,5—5 mm; style glabre ne dépassant pas les anthères, enroulé à la pointe et faisant 1 ou 2 tours complets; anthères subsessiles, glabres; disque très court, les poils du canal intérieur ne formant pas vers le haut une collerette protégeant la base du style et surmontant le disque.

Fruits (induvie) succulents, employés à la fabrication de l'alcool, d'après Moorcroft.

Hab. Thibet: alt. 5000—10 500 pieds (Moorcroft, Thomson). Western Himalaya, alt. 6000—7000 f. (Edgeworth). Ex no. 4031 Wall: *E. Moorcroftii* Wall; Luddak; beat Gul. Moorcroft. in H. D. C. (C'est d'après cet échantillon même que Schlechtendal a établi la diagnose qui figure dans le D. C. Prodromus). Hooker

„Thibet alt. 5000—10 500 f.“ in H. Del. (Il est question de ce spécimen dans Linnaea XXX (Schlecht.).

Rem. *E. hortensis* ssp. *Moocroftii* se rapproche de *E. hortensis* ssp. *songorica* par ses fleurs tubuleuses, mais s'en éloigne par son style qui est glabre au lieu d'être pubescent; son feuillage ressemble à celui de *E. hortensis* ssp. *angustifolia* *α typica;* toutefois ses fleurs sont beaucoup plus tubuleuses.

Elaeagnus argentea Pursh.

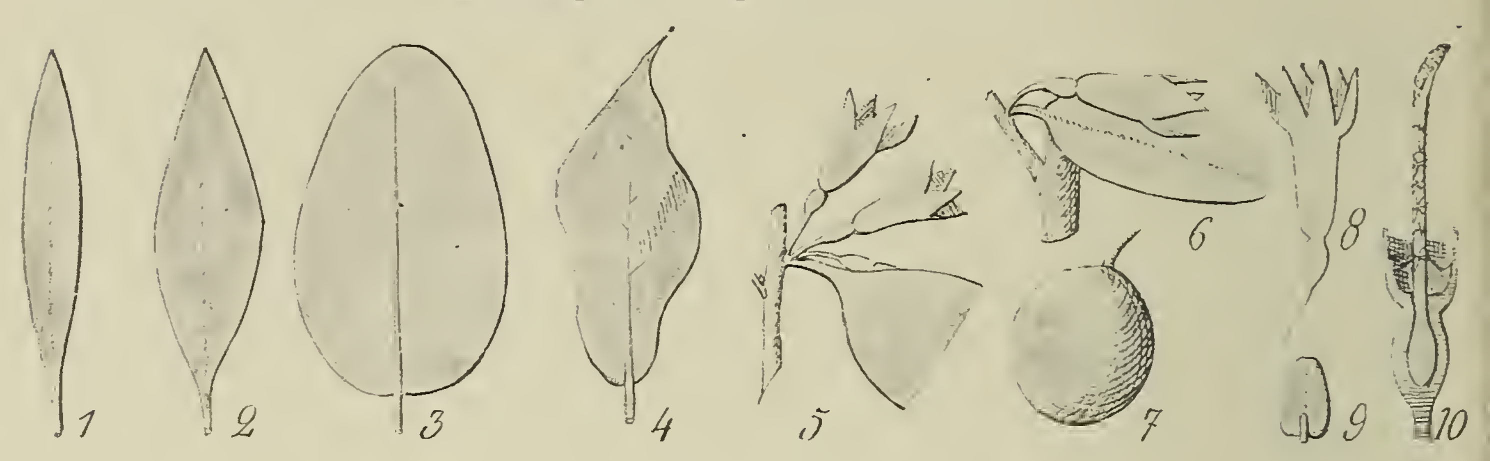


Fig. 8.

Elaeagnus argentea Pursh. — 1, 6, ssp. *pauciflora* *α elongata* Serv.; 2, 5, ssp. *eu-argentea* Serv.; 3, ssp. *rotundifolia* Serv.; 4, ssp. *sinuosa* Serv.; 7, induvie; 8, fleur anomale (périanthe à 6 lobes); 9, anthère; 10, carpelle et base du périgone.

Pursh: Fl. am. sept. 1, p. 114 (1814). Nuttal: Gen. of North am. 1, p. 97 (1814). Lod: Cat. ed. (1836). Hooker: Flora Boreali americana (1840). Loudon: Encyclop. trees and shrubs (1842). Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 606 (1857) et in Linnaea XXX, p. 383 (1860). Britton and A. Brown: Illustr. Flora (1897).

Syn.: *E. argentea* Colla: Hort. ripul. t. 28 (1824). *E. commutata* Bernh. in Allg. Thür. Gartenz., p. 137 (1843).

Frutex, 1—3 m altus, inermis, stoloniferus; ramis novellis primo squamis ferrugineis opertis dein cinereis.

Folia annua, papyracea, ovata v. ovato-lanceolata, utrinque undulata, dense argenteo-lepidota, petiolo brevi, canaliculato, 4—6 mm lg.; lamina, 30—70 mm longa, 12—30 mm lata.

Flores nutantes, subsolitarii vel fasciculati, 1—3 axillares, fragrantes, extus prorsus argentei, intus lutescentes; limbus perigonii tubulosus subcampanulatus, basi attenuatus; pars integra, 4—5 mm lg.; lobis ovatis, acutis, intus glabris, 3—3,5 mm; stylus crassiusculus, cylindraceus, basi lepidibus densius tectus, antheras haud superans, stigmate brevi; antherae ellipsoideae, subpubescentes vel glabrae, irregulariter in fauce affixae; discus haud prominens, crassus, basi perigonii superpositus; tubus perigonii subglobosus infra limbum valde constrictus, 4—5 mm lg.; pedicello brevi, argenteo, 2—3 mm longo.

Fructus globosi, argentei ,edules; drupa exsucca, farinosa (in sicco); nucleus osseus, ellipsoideus, utrinque acutus, leviter octocostatus; pedunculus, 5 mm; drupa, 10 mm longa, 8 mm lata; nucleus, 7—8 mm lg.

Hab. Canada. Des grands rapides du Saskatchawan aux Montagnes rocheuses, jusqu'au 69° de lat. près des côtes (Sheppard). Hudson's Bay (Nuttal). Minnesota, South Dakota, Utah (Britton et Add. Brown). North-Western Wyoming (Jones, no. 296). Blackhills (Rydberg).

1. { Foliis utrinque acutis (2).
   { Foliis basi rotundatis (3).

2. { Floribus solitariis, binis, ternis, antheris glabris. ssp. *eu-argentea* Servettaz.
   { Floribus solitariis, antheris pubescentibus. ssp. *pauciflora* Servettaz.

3. { Foliis rotundato-ovatis; limbo plano, punctis ferrugineis multis subtus consperso. ssp. *rotundifolia* Servettaz.
   { Foliis ovatis, basi rotundatis, apice subacutis; limbo undulato, duobus, tribus sinibus notatus; flores solitarii. ssp. *sinuosa* Servettaz.

E. argentea ssp. **eu-argentea** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Arbrisseau d'une hauteur de 2,40 m à 3,50 m, très buissonnant, ordinairement pourvu de nombreux rejetons poussant sur ses racines; rameaux inermes, dressés, souples, cassant difficilement, d'un ferrugineux rougeâtre quand ils sont jeunes, grisâtres quand ils sont âgés, et terminés à l'automne par de gros bourgeons dont la forme rappelle celle du bec de l'aigle.

Feuilles caduques, tombant à l'automne, très lancéolées doublement aiguës, à marge régulière, argentées sur les deux faces et de façon à peu près égale, à nervures primaires indistinctes, à pétiole court, argenté, canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 42 . 19 — 4 . 32 . 15 — 5 . 50 . 23.

Fleurs penchées, petites, solitaires, géminées ou naissant par trois à l'aisselle des jeunes feuilles; celles ci persistant jusqu'à la fin de l'automne; limbe du périgone campanulé, étroit à la base et dilaté au-dessous des lobes, de couleur jaune paille, couvert d'écailles argentées à l'extérieur, glabre à l'intérieur; longueur de la partie entière, 2,5—4 mm; lobes triangulaires, glabres à l'intérieur, recouverts de poils argentés à l'extérieur comme le reste de la fleur, long. 2 mm; tube du périgone globuleux, court, long. 1—2 mm; pédicelle recourbé, long. 2 mm; style cylindrique, épais, droit, pubescent jusqu'à son extrémité, atteignant le niveau inférieur des anthères; anthères glabres, de longueur égale à celle des lobes, insérées en face de l'intervalle qui sépare les lobes, mais à l'intérieur de la coupe formée par le limbe du périgone. — Cette insertion a souvent lieu à des niveaux divers pour les anthères d'une même fleur (disposition fidèlement indiquée par la gravure de Britton et Brown dans Ill. Flora, loc. cit.) —; disque assez épais recouvrant toute la base du limbe du périgone et remontant le long de ses parois où il dessine souvent quatre lobes ovales. La floraison s'effectue de mai à juillet en Amérique, suivant les régions; en France, en Suisse et en Allemagne elle a lieu en juin.

Ces fleurs présentent de fréquentes anomalies: 1⁰ présence de 5—8 lobes et d'un nombre égal d'étamines; 2⁰ innervation irrégulière des lobes; 3⁰ arrêts dans le développement du carpelle (fleurs mâles par avortement).

Fruit (induvie) ellipsoïde, abondamment recouvert de poils argentés, à chair insipide, farineuse, d'un blanc jaunâtre quand il est sec; noyau dur, scléreux, ovoïde, présentant intérieurement 8 sillons très étroits de couleur noirâtre alternant avec 8 côtes très larges et de couleur jaunâtre (noyaux secs), presque glabre à l'intérieur; long. de la drupe: 10—11 mm; larg. 8 mm; long. du noyau: 10 mm; larg. 6 mm; pédoncule, 5 mm.

Hab. Canada: Lake Winipeg Walley (Bourgeau in H. M. P. et in H. D. C.).

E. argentea ssp. **pauciflora** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Ramis inermibus; foliis angustis, valde lanceolatis. *α elongata* Servettaz.
Ramis spinescentibus; foliis ovato lanceolatis. *β maxima* Servettaz.

E. argentea ssp. *pauciflora α* **elongata** Servettaz, var. nov.

Rameaux inermes.

Feuilles très lancéolées, argentées sur les deux faces et rappelant celles de l'*E. hort.* ssp. *angustifolia α typica*; nervures primaires indistinctes. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 44 . 13 — 6 . 60 . 17 — 6 . 68 . 18.

Fleurs solitaires et pendantes, situées à l'aisselle des feuilles; limbe du périgone tubuleux, à base peu atténuée et très distincte du tube du périgone; lobes très aigus et redressés; long. de la partie entière du limbe du périgone, 4,5—5 mm; long. des lobes, 3,5 mm; tube du périgone très globuleux, 2 mm; pédicelle, 3 mm; style dont la pointe arrive au niveau des anthères insérées le plus bas; anthères ellipsoïdes, allongées, à connectif pubescent, de longueur égale au tiers de celle des lobes.

Fruit inconnu.

Hab. Amérique du Nord, ex no. 268 in H. L. B.

E. argentea ssp. *pauciflora β* **maxima** Servettaz, var. nov.

Syn.: *E. argentea* Colla: Hort. Ripulensis (1824).

Rameaux spinescents.

Feuilles elliptiques, doublement aiguës, mais plus grandes et plus larges dans leur milieu que celles de *E. argentea α elongata*; nervures primaires saillantes à la face inférieure du limbe. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 60 . 20 — 6 . 80 . 33. (D'après le dessin de Colla dans Hort. Ripul. loc. cit.).

Rem. Decaisne, dans la détermination d'un spécimen de l'*Elaeagnus acuminata* Link in H. M. P. a indiqué à tort la synonymie, *E. argentea* Colla = *E. acuminata* Link. Cette dernière plante est un *E. conferta* Roxb.

E. argentea ssp. **rotundifolia** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Rameaux inermes, de forte venue.

Feuilles ovales et très arrondies, argentées sur les deux faces mais portant à la face inférieure de nombreuses écailles ferrugineuses de grandes dimensions; 4—5 nervures primaires très arquées et longuement prolongées vers la pointe, distinctes sur les deux faces; longueur du limbe, 40—55 mm; larg. 28—32 mm; pétiole court, 4—5 cm, épais très canaliculé, de couleur brunâtre.

Fleurs non vues. D'après le no. 115 in H. L. B. sous l'étiquette: *Hippophae argentea* Pursh et d'après le no. 11 430 de l'Arboretum de Mr. de Vilmorin à les Barres (Loiret).

E. hortensis ssp. **sinuosa** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire in Bull. Herb. Boissier, 2e S., t. VIII, p. 383 (1908).

Rameaux inermes, très souples.

Feuilles de texture ferme, ovales-elliptiques, aiguës à la pointe, arrondies à la base, à marge entière, ondulée, d'un éclat argenté plus vif à la face supérieure qu'à la face inférieure; 4—5 nervures primaires peu marquées et fortement infléchies vers la pointe de la feuille; pétiole vert-argenté. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 45 . 22 — 5 . 50 . 24 — 3 . 27 . 11.

Fleurs jaunâtres, solitaires à l'aisselle des feuilles; limbe du périgone tubuleux, subcylindrique, long. 5,5—6 mm; lobes aigus, glabres intérieurement, peu étalés, long. 4—5 mm; tube du périgone arrondi, ellipsoïde, portant quelques poils à l'intérieur, long. 4—5 mm; pédicelle grêle, 4—5 mm; style pubescent, légèrement infléchi à la pointe, affleure la base des anthères; anthères glabres. Ces fleurs présentent de fréquentes anomalies, surtout en ce qui concerne le nombre des étamines et des lobes du périanthe.

Fruits non vus. Cette plante ne semble pas fructifier à Genève (fl. en juin), où nous l'avons étudiée dans le parc de Mr. Barbey et dans celui de Mr. Correvon.

Elaeagnus umbellata Thbg.

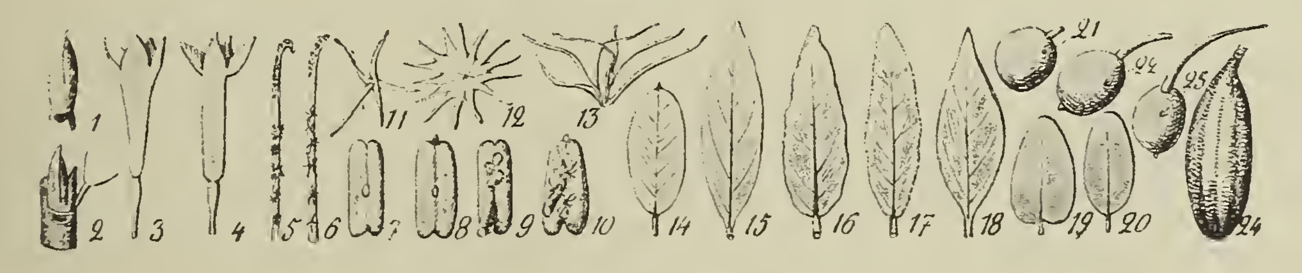


Fig. 9.

Elaeagnus umbellata Thbg. — 1—2, bourgeons; 3—4, différentes formes des fleurs (il existe des formes intermédiaires); 5, 7, 9, 12, 14, 15, 16, 22, 23, ssp. *eu-umbellata* Serv. (5, style; 7, anthère; 12, poil du style; 9, 15, 23, *α cylindrica* Serv.; 14, 22, *ε apiculata* Serv.; 16, *δ crispata* Serv.; 21, *γ globosa* Serv.); 6, 8, 10, 11, 13, 17, 18, 19, 20, ssp. *parvifolia* (Royle) Serv. (6, style; 8, anthère; 11, poil du style; 13, poil fasciculé de la face supérieure des feuilles; 17, *α. genuina* Serv.; 10, 18, *γ, .illosa* Serv.; 19, feuille du spécimen représenté par Royle; 20, *β nuda* Serv.); 24, fruit de ssp. *magna* Serv.

Thunberg: Fl. Japonica, p. 66, t. 14 (1784). Don: Prodr. Fl. Nepal. p. 68 (1802). Moore in Journ. bot. p. 202 (1818). Griffith: Itin. Notes on Plants coll. in India, p. 16 (1837). Griffith: Notulae ad Plantas asiaticas, p. 375, Part. IV, Pl. 539, fig. I (1851). A. Gray: Perr. Exp. p. 318 (1856). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857) et in Linnaea XXX, p. 367 (1860). Miquel: Prol. p. 302 (1865). Maxim.: Mél. Biol. vol. 7, p. 560 (1870). Franchet et Savatier: Enum. plant. in Jap. sponte crescentium, p. 315 (1875). Hance: Journ. of bot. p. 138 (1882). Hooker,F.: Fl. Brit. India, V, p. 201 (1890). Koehne: Deutsch. Dendr. (1893). Blackwell: Index Fl. sinensis in Journ. of Linn. soc. (1894). D. Brandis: Indian Trees, p. 546 (1906).

Syn.: *E. parvifolia* Wall.: Cat. no. 4026 (1828); Royle: Ill. Himal. pl. 223, t. 61, f. 1 (1839). *E. salicifolia* Don ex Loudon: Encyc. trees and shrubs, 697, t. 1366 (1842). *E. padifolia* Hort. ex C. Koch: Dendrol. II, p. 390 (1893). *E. japonica* Hort. *E. longipes crispa* ex Hand List. Nom. vulg. *Harva Siro Gumi, Narwa Siro Gumi*; *Masiro Gumi* (Jap.). Excl. syn. *E. reflexa* Morr. et Decaisne: Ann. d'hort. de Paris (1841).

Frutex, 2—3 m altus, virgatus haud densus; rami juveniles pallide lutei vel rufescentes; gemmae pallide luteae vel ferrugineae; ramis veteribus nigrescentibus interdum spinescentibus.

Folia annua, papyracea, ovato-elliptica vel lanceolato-elliptica; margine plus minus crispato, supra viridia, pilis fasciculatis plus minus copiosis praedita, subtus dense argenteo lepidota; petiolo argenteo, canaliculato, 4—7 mm; lamina 40—80 mm longa, 18—27 mm lata.

Flores lutei, cernui, in ramulis explicantibus, 2—7, saepissime 3, in juvenilium foliorum axilla; limbus perigonii tubulosus, angustus, cylindricus vel tubuloso-campanulatus, infra lobos dilatatus, 5—10 mm lg.; lobis late ovatis, 3—4 mm, intus glabris vel pilis stellatis tectis; stylus pilis nonnullis praeditus, apice incurvatus vel haud recurvatus; antherae subsessiles nudae vel pilosae; disco haud prominente; tubus perigonii ellipsoideus, elongatus, 3 mm lg.; pedicellus, 3—5 mm lg.

Fructus plus minus amplus, globosus vel ellipsoideus, 5—15 mm longus; nucleus diurusculus, octocostatus; pedunculus, 3—12 mm lg.

Hab.: Japonia, China, Himalaya, Afghania.

1. { Fructus pedunculo subaequalis vel longior; pedunculus fructus longitudine haud attingens 1 cm (2).
   Pedunculus bis vel ter brevior quam fructus; fructus semper argentei, 15 mm long. vel magis. — ssp. *magna* Servettaz.

2. { Gemmis ferrugineis; pagina superior foliorum pilis fasciculatis multis vel rarissimis conspersa; folia juvenilia lutea, viridia (in sicco); limbus perigonii saepissime infundibuliformis, antherae sessiles, commissura haud producta ad apicem; stylus apice recurvatus, tenuis, pilis squamosis tectus; lobi perigonii glabri vel subglabri. — ssp. *eu-umbellata* Servettaz.
   Gemmis albis vel lutescenti-albis; pagina superior foliorum pilis fasciculatis dense obtecta; folia juvenilia fusco-viridia (in sicco); limbus perigonii saepissime cylindricus; antherae produceunte commissura in apicem brevem; stylus haud apice recurvatus, crassus, cylindricus, stigmate crasso; stylus pilis nonnullis valde stellatis e 4—8 cellulis constitutis praeditus; lobi florum pilis stellatis tecti. — ssp. *parvifolia* (Royle) Servettaz.

Rem. I. Nous avons réuni en une seule espèce, l'*Elaeagnus umbellata* Thbg. (Chine, Japon), l'*E. parvifolia* Royle (Inde sept.) et une plante du centre de la Chine, *E. umbellata* ssp. *magna*, pourvue de gros fruits allongés. En effet, *E. parvifolia* Royle et *E. umbellata* Thbg. ne diffèrent que par des caractères de moindre importance et deviennent très semblables l'un à l'autre quand ils ont été cultivés pendant un certain temps dans un même milieu, ainsi que nous l'avons constaté pour des arbustes plantés dans quelques jardins de notre région.

Miquel: Prol. loc. cit. après avoir examiné les nombreux spécimens de Texter, de Siebold, de Buerger, de Mokaïbé, de Thunberg, contenus dans l'Herbier du Muséum de Leyde, spécimens que nous avons étudiés à notre tour, avait déjà indiqué la synonymie *E. umbellata* Thbg. = *E. parvifolia* Royle, mais la distinction des deux espèces fut maintenue par Schlechtendal dans D. C. Prodr. et dans Linnaea XXX, loc. cit.

Cet auteur, dans ce cas, nous paraît avoir donné trop d'importance à la coloration des bourgeons qui sont le plus souvent ferrugineux chez *E. umbellata* et blancs chez *E. parvifolia*, car la coloration des bourgeons de *E. umbellata* est très variable suivant le milieu et surtout suivant les saisons. Ainsi, dans certaines formes, ils peuvent être jaunâtres au commencement de l'été et ferrugineux à l'arrière-automne; du reste, il y a identité de structure anatomique entre ces deux espèces et sans aucun doute il y a lieu de les réunir.

L'erreur commise par Schlechtendal s'explique en outre par certains termes de la diagnose de l'*E. umbellata* donnée par Thunberg dans Flora Japonica (1784). Dans cette diagnose, accompagnée d'un dessin, Thunberg dit en effet que les feuilles sont ovales, longues d'un ongle, et l'on a pu considérer ces caractères comme définitifs alors qu'ils ne s'appliquent qu'aux jeunes feuilles en voie de développement, les feuilles adultes étant beaucoup plus grandes et souvent bien différentes de forme.

La même remarque s'applique à *E. parvifolia* Royle, dont le nom fait allusion à la petitesse des jeunes feuilles des rameaux en fleurs, et l'on conçoit très bien que des spécimens de la même espèce à des âges différents aient pu être considérés comme appartenant à des espèces distinctes.

II. Miquel et Schlechtendal ont identifié *E. reflexa* Decne. et *E. umbellata* Thbg.; certains jardiniers ont aussi coutume de désigner sous le nom d'*E. reflexa*, l'*E. parvifolia* Royle dont les rameaux âgés sont légèrement réfléchis; mais cette synonymie n'est pas exacte comme on pourra s'en convaincre, soit en se rapportant à la diagnose de l'*E. reflexa* Decne., soit en examinant le spécimen déterminé par Decaisne et contenu dans l'Herb. Delessert.

III. Thunberg a décrit sous le nom d'*E. crispa* une plante dont nous ne connaissons pas le spécimen prototype et qui a souvent été rapportée à *E. umbellata*. (Voir dans l'Herb.

du Muséum de Leyde, les spécimens à feuilles crispées et dénommés *E. crispa* Thbg.) D'après Thunberg les fleurs de l'*E. crispa* sont solitaires et situées à l'extrémité des rameaux; cette plante s'éloigne donc beaucoup de l'*E. umbellata* Thbg. dont les fleurs sont groupées au nombre de 1—7 à l'aisselle des jeunes feuilles à la base des rameaux, et elle pourrait bien être une forme de l'*E. pungens* Thbg., plante du Japon dont les feuilles sont aussi crispées et les fleurs solitaires. Cette manière de voir s'accorde avec une détermination de Prévôt, appliquée à un spécimen de l'*E. pungens* à bourgeons blanchâtres, contenu dans l'Herb. du Mus. de Leyde, no. 18.

E. umbellata ssp. **eu-umbellata** Servettaz, ssp. nov.

1. Limbo perigonii infundibuliformi, 5—10 mm longo (2).
   Limbo perigonii cylindrico, infra lobos abrupte dilatato. — *β cylindrica* Servettaz.
2. Limbo perigonii ad 5—6 mm lg. — *γ elegans* Servettaz.
   Limbo perigonii ad 9—10 mm (3).
3. Pedicellus sensim brevior quam fructus; fructus valde rotundatus; folia haud crispata. — *δ globosa* Servettaz.
   Pedicellus longior quam fructus; fructu ellipsoideus; folia margine crispata vel non (4).
4. Rami valde spinosi; folia oblonga; saepe cum maculis lutescentibus, basi lata et maxime rotundata; fructus pilis pallide luteus. — *ε crispata* Servettaz.
   Rami raro spinosi; folia ovata, elliptica, immaculata, brevissime apiculata; fructu squamis argenteis et ferrugineis tectus. — *α typica* Servettaz.

E. umbellata ssp. *eu-umbellata α* **typica** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau de 2 à 3 m de hauteur. Rameaux grêles, allongés, peu ramifiés, parfois spinescents (épines de 1 à 4 cm), terminés par des bourgeons très petits, aigus et ferrugineux, dressés et de couleur roussâtre quand ils sont jeunes, un peu réfléchis et de couleur grisâtre dès la seconde année.

Feuilles adultes, ovales, terminées par une courte pointe formée par le prolongement de la nervure médiane, à marge un peu crispée; le dessus d'un vert noirâtre quand la feuille est sèche, sans macules, avec de nombreuses écailles blanches; le dessous argenté et parsemé de points ferrugineux; nervure médiane très proéminente à la face inférieure; 6—7 nervures primaires bien marquées, rectilignes jusque près de la marge et rapprochées les unes des autres; pétiole court et canaliculé. Dimensions de quelques feuilles 5 . 40 . 24 — 5 . 68 . 24 — 5 . 42 . 13.

Les feuilles adultes sont rarement présentes dans les spécimens d'herbiers, car ceux-ci présentent avec les fleurs de très jeunes feuilles, longues de 1 à 2 cm de forme plus ou moins ovale et n'atteignant jamais les dimensions de celles qui poussent après la floraison. Les premières feuilles qui apparaissent sur les rameaux portent en effet les fleurs à leur aisselle et tombent pendant l'été,

de sorte que le rameau paraît nu à sa base quand les fruits sont mûrs.

Fleurs pendantes, naissant en avril-mai, au nombre de 1—7, à l'aisselle des feuilles en voie de développement, et formant 5 ou 6 groupes ombelliformes à la base des jeunes rameaux; limbe du périgone en forme d'entonnoir longuement tubuleux, étroit vers la base et fortement dilaté vers le haut au-dessous des lobes, jaune et glabre à l'intérieur, recouvert de poils argentés à l'extérieur comme tout le reste de la fleur; long. de la partie entière, 6—7 mm; lobes ovales, triangulaires, glabres à l'intérieur; long. des lobes, 2,5—3 mm; tube du périgone ellipsoïde 1,5—2 mm; pédicelle grêle et pendant, mais s'épaississant et se redressant sous l'action combinée d'un géotropisme négatif et d'un héliotropisme positif pendant la maturation du fruit; style grêle, recourbé en crosse à son extrémité, dépassant de beaucoup les anthères et portant quelques poils écailleux; anthères glabres, allongées, d'une longueur égale aux deux tiers de celle des lobes, subsessiles; le filet inséré un peu au-dessous du milieu de leur longueur.

Le fruit (induvie), quand il est mûr, a la forme d'un ellipsoïde très arrondi, à chair rosée, recouvert d'écailles argentées, mêlées à un nombre plus ou moins grand d'écailles roussâtres; à l'un de ses pôles se trouve une petite pointe constituée par un vestige de la fleur, au pôle opposé est fixé le pédoncule; celui-ci est renflé au voisinage du fruit et plus ou moins tordu à l'autre extrémité; le noyau est ovoïde, dur et soutenu par 8 fortes côtes, laissant entre elles des sillons très étroits; longueur de la drupe, 8—9 mm; du noyau, 7—8 mm; du pédoncule, 8—14 mm. Avant d'avoir sa forme définitive, le fruit est d'abord ellipsoïde, puis pyriforme lorsqu'il a environ la moitié de sa grosseur: il est alors de couleur jaune verdâtre et porte 8 grosses côtes très saillantes.

Hab. Japon (no. 10, 24, 39, 41, 48, 52, 57, 60, 62, 63 in H. L. B.: Spécimens de Thunberg, Texter, Buerger, Siebold, Prévôt.). Chine, territoire allemand (no. 370 in H. Del.).

E. umbellata ssp. *eu-umbellata* β **cylindrica** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; rameaux de l'année de couleur jaunâtre comme les bourgeons qui les terminent; rameaux âgés de couleur grisâtre, souvent spinescents; épines très fortes, de 2 à 6 mm.

Feuilles ovales-elliptiques, d'une forme régulière, le plus souvent aiguës aux deux extrémités mais parfois obtuses à la pointe, à marge plane non ondulée; le dessus verdâtre, glabre et sans macules; le dessous vert-argenté avec quelques points ferrugineux sur les jeunes feuilles seulement; pétiole court, légèrement canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 33 . 18 — 4 . 60 . 32 — 4 . 67 . 26.

Fleurs, 1—3, à l'aisselle des jeunes feuilles; limbe du périgone peu atténué à la base, de forme subcylindrique jusqu'au-dessous des lobes où il se dilate brusquement, long. 7—9 mm; lobes triangulaires, acuminés, glabres et de couleur très jaune sur leur face interne, long. 4 mm; tube du périgone ellipsoïde, 2 mm;

pédicelle, 4 mm; style très allongé, pubescent, dépassant les anthères; anthères subsessiles, portant quelques grosses écailles sur le connectif.

Fruit (induvie) ellipsoïde, recouvert d'écailles jaunâtres laissant apparaître la teinte rose de la pulpe; long. 5 mm; noyau ovoïde; pédoncule jaunâtre fortement renflé à son point d'attache avec le fruit, long. 11—13 mm.

Hab. Japon. Hakodaté (Maximowicz in H. H. P.; H. M. P.; H. L. B., no. 50). Cultivé dans l'arboretum de M. de Vilmorin à Les Barres, no. 11 456.

Var. *crassifolia*. — Près de la variété β *cylindrica* que nous venons de décrire, prend place une autre variété représentée par le no. 49 de l'Herbier du Muséum de Leyde, portant l'étiquette: „Ex. herb. hort. Petrop. Maxim. Iter Secund. Yokohama (1862)". Nous n'en connaissons ni les fleurs ni les fruits, mais ses feuilles sont bien distinctes de celles des autres formes de l'*E. umbellata*. En voici une diagnose forcément bien incomplète: Rameaux non spinescents, peu allongés, terminés par de gros bourgeons jaunâtres.

Feuilles coriaces, ovales ou ovales-elliptiques et obtuses à la pointe; le dessus glabre, ne portant jamais de poils fasciculés et imprimé de petits creux; le dessous d'un gris-verdâtre terne; pétiole grisâtre, fort et largement canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 55 . 33 — 6 . 52 . 22 — 5 . 60 . 27.

E. umbellata ssp. *eu-umbellata* β **elegans** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; jeunes rameaux argentés avec quelques poils ferrugineux à leur extrême pointe; bourgeons ferrugineux; rameaux âgés grisâtres, rarement spinescents (épines de 1 à 4 cm).

Feuilles papyracées, de texture très ferme, étroites et lancéolées, parsemées de poils étoilés à la face supérieure et argentées en dessous, à marge régulière; 4—5 nervures primaires très saillantes au voisinage de la nervure médiane; pétiole fort et court. Dimensions des feuilles: 5 . 50 . 16 — 5 . 45 . 13 — 4 . 40 . 12.

Fleurs, 1—5 à l'aisselle des jeunes feuilles; limbe du périgone infundibuliforme et remarquablement petit; longueur de la partie entière, 3,5—4 mm; lobes triangulaires, acuminés, long. 1,5 mm; tube du périgone, 2,5 mm; pédicelle, 3 mm; style pubescent dépassant les anthères; anthères glabres.

Hab. Plante obtenue par semis dans le jardin botanique de Mr. Correvon à Chêne-Bourg.

E. umbellata ssp. *eu-umbellata* γ **globosa** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; rameaux comme ceux de la varieté β *elegans*.

Feuilles ovales, elliptiques, à pointe plus ou moins obtuse et à base arrondie; le dessus d'un noir foncé quand elles sont sèches et portant quelques écailles argentées; le dessous d'un éclat argenté, soyeux; marge très entière, non crispée; 3—4 nervures primaires presque indistinctes; pétiole court, légèrement canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 55 . 24 — 5 . 50 . 23 — 4 . 40 . 20.

Fleurs, 1—3 à l'aisselle des jeunes feuilles; limbe du périgone tubuleux, dilaté au-dessous des lobes, long. 6,5—7 mm; lobes triangulaires, ovales, glabres à l'intérieur, long. 2—2,5 mm; tube du périgone ellipsoïde, jaunâtre, glabre à l'intérieur, 1,5 mm; pédicelle jaunâtre, 1 mm; style grêle, pubescent, recourbé en crosse à son extrémité et dépassant les anthères; anthères glabres, subsessiles, d'une longueur égale aux trois quarts de celle des lobes; disque non proéminent.

Fruit (induvie) grisâtre, subsphérique, de petite taille; longueur de la drupe: 5 mm, du pédoncule: 3—5 mm.

Hab. Japon. Ex no. 54, 55 „Masiro Gumi. leg. Mohaibé" in H. L. B.

E. umbellata ssp. *eu-umbellata* δ **crispa** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; jeunes rameaux blanchâtres, un peu roussâtres à leur extrémité; rameaux âgés grisâtres, spinescents (épines rugueuses, longues de 1 à 4 cm).

Feuilles elliptiques, arrondies à la base et plus ou moins aiguës à la pointe, à marge crispée et peu unie; le dessus des feuilles sèches parsemé de macules jaunâtres et portant quelques écailles rousses; le dessous d'un gris argenté; nervure médiane proéminente sur le verso, recouverte de poils fasciculés blanchâtres au recto; 5—6 nervures primaires inclinées à 45° sur la nervure médiane et présentant les mêmes caractères que cette nervure; pétiole court, faiblement canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 65 . 25 — 5 . 55 . 24 — 4 . 38 . 12.

Fleurs, 1—3 à l'aisselle des jeunes feuilles; limbe du périgone en entonnoir fortement atténué à la base, souvent incurvé sous l'action de la lumière, long. 7 mm; lobes triangulaires, ovales, long. 9 mm; tube du périgone, 1 mm 5; pédicelle, 2 mm; style pubescent dépassant les anthères; anthères subsessiles, glabres, d'une longueur égale au tiers de celle des lobes; disque indistinct.

Fruits (induvie) ellipsoïdes, blanchâtres, long. 6—7 mm; pédoncule, 40—14 mm.

Hab. Japon. Ex no. 22, 56, 59 in H. L. B. Cultivé au Jardin botanique de Montpellier et dans l'Arboretum de M. de Vilmorin à Les Barres (Loiret).

E. umbellata ssp. **parvifolia** (Royle) Servettaz, comb. nov.

Wall.: Cat. no. 4026 (1828). Royle: Ill. Himal. 323, t. 61, f. 1 (1839). Lindley in Bot. Regist. 29, t. 51 (1843). Hooker: Journ. of Bot. p. 197 (1853). Schlecht. in D. C. Prodr. p. 612, no. 10 (1857) et in Linnaea XXXII, p. 302 (1863). Koehne: Deutsch. Dendr. p. 427 (1893). Brandis: Indian Trees, p. 546 (1906).

Syn.: *E. salicifolia* Don ex Loudon: Encycl. Trees and Shrubs, p. 697, t. 1366 (1842). *E. padifolia* Hort. ex Koch: Dendr. II, p. 390 (1893). Nom. vulg. *Ghuwaeen* (India) ex Royle, loc. cit. *Chindar* (Pangi)); *Ginroi*, *Gehain* (Jauns); *Ril* (Bash) ex Brandis, loc. cit.

Excl. Syn.: *E. reflexa* Decaisne (Lindley, loc. cit.).

1. Limbo perigonii cylindrico; 10—12 mm ad summam; folia lanceolata elongata. *α genuina* Servettaz.
   Limbo perigonii infundibuliformi, 9—10 mm ad summam; folia ovalia, 3—4 cm longa (2).

2. Antherae glabrae. *β nuda* Servettaz.
   Antherae pubescentes. *γ villosa* Servettaz.

E. umbellata ssp. *parvifolia* *α* **genuina** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau de 3 à 5 m de hauteur, à branches élancées et peu ramifiées, présentant parfois de grosses épines rugueuses et noirâtres; jeunes rameaux d'un gris roussâtre, terminés par de gros bourgeons blancs; rameaux âgés noirâtres.

Feuilles molles, elliptiques, lancéolées, doublement aiguës, bordées d'une ligne blanchâtre formée par le reploiement des poils marginaux de la face inférieure; le dessus des feuilles d'un vert tendre avec quelques poils fasciculés, disséminés, particulièrement nombreux sur les nervures; le dessous argenté, recouvert de poils écailleux; 4—5 nervures primaires peu proéminentes à la face inférieure; long. du limbe, 50—80 mm; larg. 23—30 mm; pétiole court, argenté, légèrement canaliculé, long. 4 mm. (Le limbe foliaire présente souvent des formes anormales par suite d'expansions qui lui donnent la forme bilobée vers la pointe; sa nervation est alors plus ou moins irrégulière.)

Fleurs pendantes, solitaires ou naissant par 2—3 à l'aisselle des premières feuilles des jeunes rameaux; limbe du périgone cylindrique et brusquement évasé au-dessous des lobes; long. de la partie entière, 7—9 mm; lobes triangulaires, allongés, mucronés, portant quelques poils très étoilés sur leur face intérieure, long. 3—4 mm; tube du périgone ellipsoïde, relié par un long col au limbe du périgone, long. 2—3 mm; pédicelle, 3—5 mm; style cylindrique, épais, portant des poils très étoilés et en petit nombre, formés de 4 à 5 cellules, terminé par un stigmate court, non recourbé en crosse et situé en entier au-dessus des étamines; anthères de contour subquadrangulaire, à connectif glabre terminé par une courte pointe; filet plus court que la demi-longueur de l'anthère et fixé au-dessous du milieu de celle-ci; disque glabre épaississant le fond du limbe du périgone.

Fruit (induvie) ellipsoïde, recouvert de poils vert argenté; longueur de la drupe: 6—7 mm; du pédicelle: 5—7 mm. Ce fruit commence par être ellipsoïde, puis il est pyriforme et rayé par 8 côtes avant d'acquérir sa forme définitive; noyau ovoïde, de même forme que celui de *E. umbellata* ssp. *eu-umbellata*.

Hab. Himalaya. Angekocht (no. 33 in H. L. B.). Himalaya bor. occ. Regio. temp. alt. 3000—10 000 p. (Hooker et Thomson no. 35 in H. L. B.). Kurrum Walley, Afghanistan (no. 288 Dr. J. Atchison in H. B.). Autres références: 1° Un arbrisseau cultivé dans le parc Barbey-Boissier, près Genève. — 2° Un excellent dessin de John Lindley in Bot. Register (1843) p. 50.

— 3° Une autre gravure in Griffith: Notulae ad Plantas Asiaticas Part. IV, Pl. 539, Fig. 1.

Rem. Loudon: Encyclop. p. 697 (1842), puis Schlechtendal: Linnaea XXX, p. 367 (1860), ont décrit sous le nom de *E. salicifolia* Don une plante cultivée dans le Jardin bot. de Kew où elle n'existe plus aujourd'hui. En nous rapportant à ces descriptions et surtout au dessin donné par Loudon, nous n'avons trouvé aucune différence entre cette espèce et l'*E. umbellata* ssp. *salicifolia α genuina*, espèce avec laquelle elle doit donc être confondue. Le fruit, pyriforme, rayé par 8 fortes côtes, représenté par Loudon est bien celui d'un *E. parvifolia* n'ayant pas encore atteint son complet développement et constitue un document des plus importants pour soutenir le rapprochement que nous établissons. Nous ferons en outre remarquer que Loudon a négligé de désigner l'ouvrage de Don dans lequel il est question de cette espèce et qu'il nous a été impossible de retrouver cette source.

E. umbellata ssp. *parvifolia β* **nuda** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; rameaux roussâtres quand ils sont jeunes, mais rapidement noirâtres.

Feuilles ovales, petites et très noirâtres quand elles sont sèches; longueur du limbe: 1,5—2 cm; larg. 1 cm environ; pétiole canaliculé et court: 2—3 mm.

Fleurs en entonnoir dont le limbe du périgone fait suite au tube du périgone sans démarcation nette; longueur de la partie entière du limbe du périgone: 7—8 mm; des lobes: 2—2,5 mm; du tube du périgone: 2—2,5 mm, du pédicelle: 2 mm; anthères subsessiles allongées, à connectif glabre et terminé par une pointe; style cylindrique abondamment couvert de poils étoilés, dépassant à peine les anthères et non recourbé à la pointe.

Hab. Népaul. (no. 4026 (a) Wall. in H. M. P., in H. Del. et in H. D. C.).

Rem. Le spécimen fleuri représenté par Royle dans Ill. Him. p. 323, tab. 81, se rapproche de cette variété, mais il en diffère pourtant par la forme de ses feuilles qui sont larges et subcordées à la base. Royle fait remarquer que l'espèce dénommée *Ghuwaeen* dans les pays de Sirmore et Bisseher est voisine de celle dont il donne le dessin.

E. umbellata ssp. *parvifolia γ* **villosa** Servettaz, var. nov.

Cette variété a comme la précédente des fleurs en entonnoir et de petites feuilles, mais elle s'en distingue par les caractères suivants:

1° Feuilles un peu plus rigides et de forme plus grande. Dimensions de quelques feuilles: 4 . 35 . 19 — 5 . 33 . 18.

2° Fleurs plus nombreuses, en groupes très compacts, corymbiformes; anthères portant quelques poils écailleux sur le connectif.

Hab. Inde septentrionale: Kamoon (no. 4026 Wall. in H. D. C.); Bhotan (no. 2492 Griffith in H. Del.); Simlah (Lady Dulhouse in H. Del.); Assam, alt. 4000 f., Kohima (no. 250 in H. L. B.).

E. umbellata ssp. **magna** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau; rameaux roussâtres et épineux.

Feuilles elliptiques, allongées, glabres à la face supérieure, argentées à la face inférieure; pétiole argenté et canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 7 . 85 . 32 — 6 . 75 . 24.

Fruit (induvie) ellipsoïde, argenté, présentant 8 fortes côtes saillantes, d'une longueur de 15 mm environ, porté par un pédoncule court (4—5 mm), fortement dilaté au-dessous du fruit avec lequel il se continue sans démarcation bien nette.

Fleurs inconnues.

Hab. Hupeh (Chine) ex no. 1437 A Henry, in H. M. P. et in H. Kew.

Elaeagnus multiflora Thbg.

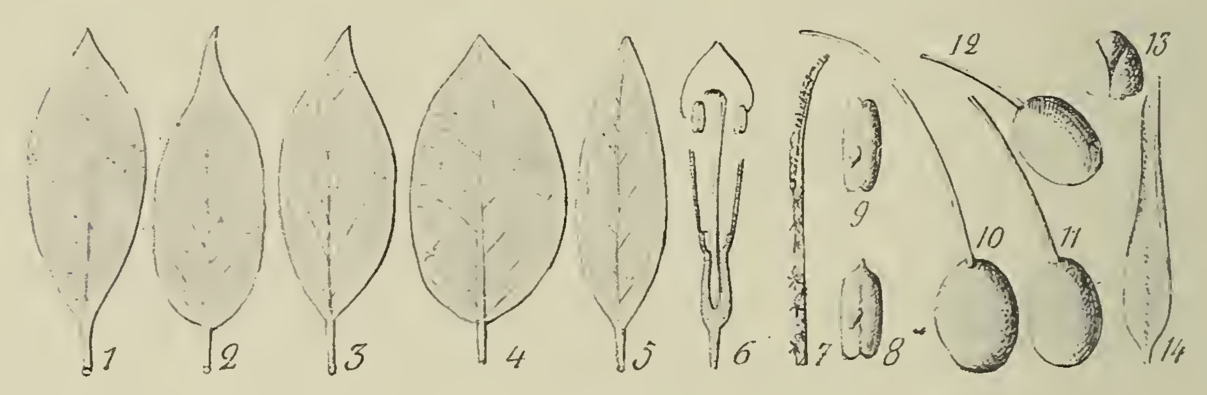


Fig. 10.

Elaeagnus multiflora Thbg. — 1, 10, α *hortensis* Max.; 2, 11, β *ovata* Max. 3, 12, δ *crispa* Max.; 4, ε *rotundifolia* Gagn.; 5, var. *cordifolia* Vilm.; 6, fleur; 7, 8, style et anthère de γ *parvifolia* Serv.; 13, bourgeon; 14, jeune feuille à sa sortie du bourgeon.

Thunberg: Fl. Japonica, p. 66 (1784). A. Gray: Mem. Amer. Acad. VI, p. 405 (1848) et in Bot. Jap. p. 405 (1856). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 614, no. 21 (1857). Maximowicz: Mél. biol. VII, p. 358 (1870). A. Franchet et Savatier: Enum. Plant. Jap. p. 409 (1875). Masters in Gardn. Chron. p. 1015, f. 206 (1873). Lavallée: Arbor. Segrez., p. 189 et Ic. scl. p. 9, t. IV (1877). Clarté in Chron. soc. d'Acclim. p. 55 (1878). Dippel: Dendr. p. 209, fig. III (1893). J. D. Hooker: Bot. Mag. t. 7341 (1894). Blackwell: Index Florae sinensis in Journ. of Lin. Soc. (1894).

Syn.: *E. longipes* A. Gray: Bot. Jap. p. 405 (1856). E. *edulis* Siebold ex May in Rev. Hort. p. 18 (1876) et in Clarté in Chron. soc. d'Acclim. p. 55 (1878). *E. rotundifolia* Gagnaire in Rev. hort. p. 540 (1870—1871). *E. odorata-edulis* Hort. ex Lavallée in Arbor Segrez. p. 189 (1877). Nom. vulg. *Kota Isi* ex Icon. Jap. Phonzozoufou, v. 87.

Excl. syn. *E. crispa* Thbg.: Flora Jap. p. 66 (1784).

Frutex, 1,20—1,50 m altus, suffultus, valde ramosus; ramis rubescentibus haud vel rarius spinescentibus; gemmis globosis.

Folia annua, ovalia vel elliptica haud coriacea, supra glabra vel glabriuscula, lepidibus argenteis dispersis praedita, subtus nitide argentea; petiolo late canaliculato, 5—6 mm; lamina, 30—60 mm longa; 18—30 mm lata.

Flores in axilla solitarii vel gemini juvenilium foliorum nutantes; limbus perigonii tubulosus, subcylindricus vel clavatus, extus argenteus et squamis ferrugineis dispersis tectus, intus luteus; lobis sub anthesi late ovoideis conniventibus, pallide luteis; stylus glaber vel pubescens, apice incurvatus antheras superans; antherae subsessiles; discus subnullus; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 3,5—4 mm; pedicellus flore longior, rarius brevior, maturitate demum accrescens, ferrugineus, 10—40 mm longus; pars integra limbi perigonii, 6—7 mm; lobis, 4—4,5 mm.

Fructus ellipsoideus, ruber, acerbus et edulis, 8—14 mm longus; nucleo membranaceo.

Hab. Japonia, Corea, China.

Pagina inferior foliorum haud tomentosa. ssp. *eu-multiflora* Servettaz.
Pagina inferior foliorum tomentosa. ssp. *Yoshinoi* (Makino) Servettaz.

Rem. Le nom d'*Elaeagnus longipes* a été créé par Asa Gray, loc. cit. quand il détermina les plantes de Parry afin de réunir sous une même dénomination l'*E. multiflora* Thbg. et le *E. crispa* Thbg. Or, d'une part, *E. crispa* Thbg. nous paraît être une forme de l'*E. pungens* Thbg.; d'autre part, comme le fait judicieusement remarquer Hooker, loc. cit. le qualificatif *longipes* (pédicelle floral allongé) ne s'applique pas à toutes les plantes de l'espèce et il y a lieu de maintenir le nom ancien de *E. multiflora* Thbg.

E. multiflora Thbg. ssp. **eu-multiflora** Servettaz.

Syn.: *E. edulis* Sieb.: May in Rev. Hort. p. 8 (1876); Clarté in Chron. Soc. d'Acclim. p. 55 (1878). *E. sativa* Lavallée in Hort. Segrez. (1871).

1. {Flores bini. — β *ovata* Max.
   {Flores solitarii (2).
2. {Pedunculo fructus brevi, haud 15 mm attingente. — γ *crispa* Max.
   {Pedunculo fructus ultra 15 mm longus (3).
3. {Stylo pubescente. — γ *parvifolia* Servettaz.
   {Stylo haud pubescente (4).
4. {Foliis rotundatis apice obtusis. — ε *rotundifolia* Gagnaire.
   {Foliis ellipticis apice acutis. — α *hortensis* Max.

E. multiflora ssp. *eu-multiflora* α **hortensis** Max.

Syn.: *E. longipes* α *hortensis* Maximowicz: Mél. biol. VII, p. 358 (1870).

Arbrisseau touffu, très buissonnant, haut de 1,50 m à 2 m; jeunes rameaux d'un ferrugineux rougeâtre et terminés par de gros bourgeons arrondis également ferrugineux; rameaux âgés grisâtres, très rarement spinescents (épines peu aiguës, de 1 à 3 cm).

Feuilles naissant au printemps et tombant à l'automne, elliptiques, très atténuées vers la pointe, à marge entière; le dessus

d'un vert gai avec quelques vestiges de poils fasciculés, le dessous argenté et soyeux, parsemé de quelques points ferrugineux, 4—5 nervures primaires presque indistinctes à la face inférieure et marquées par de faibles sillons d'un vert léger à la face supérieure; pétiole court, canaliculé, ferrugineux.

Dimensions de quelques feuilles: 6 . 68 . 29 — 6 . 65 . 34 — 5 . 46 . 25 — 5 . 39 . 18.

(Les feuilles situées à la base des rameaux et portant des fleurs à leur aisselle sont toujours plus petites que les autres, mais elles ne tombent point pendant la maturation des fruits comme dans *E. umbellata* Thbg., par exemple. L'abondance dans la nourriture détermine l'élargissement de la base du limbe foliaire comme en témoignent les feuilles situées sur certains jets particulièrement vigoureux et destinés à remplacer les vieilles branches.)

Fleurs naissant solitairement au printemps (avril-mai), à l'aisselle des jeunes feuilles en voie de développement et au nombre de 5—6 par ramule, d'abord subdressées, puis pendantes par suite de l'allongement remarquable de leur pédoncule (propriété pour laquelle A. Gray, loc. cit. avait donné à cette espèce le nom de *E. longipes*); limbe du périgone cylindrique, dilaté au-dessous des lobes, jaune et glabre à l'intérieur, recouvert de poils argentés à l'extérieur, jaunâtre par transparence; longueur de la partie entière, 5—6 mm; lobes largement ovales et subacuminés, formant une grosse tête avant l'anthèse (la fleur a alors l'aspect d'un clou de girofle), très étalés lorsque la fleur est ouverte, jaunes avec quelques poils étoilés sur la face interne, argentés à la face externe, long. 4—4,5 mm; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux et argenté, long. 5—5,5 mm; pédoncule ferrugineux, grêle à la base, renflé au voisinage du fruit, long. 8—10 mm; style glabre, recourbé en crosse à son extrémité, arrive au niveau des anthères; anthères petites, glabres, subsessiles; disque diffus épaississant la base du limbe du périgone et laissant exsuder un nectar d'une saveur à la fois sucrée et poivrée. (Knuth (54), dans Hand. der Blüthen, indique que l'autofécondation doit être fréquente dans ces fleurs. C'est aussi notre avis en raison du contact qui est établi entre le stigmate et les anthères.)

Fruits (induvie) d'un rouge écarlate, de la forme et de la grosseur d'une petite cerise, mûrissant en juin-juillet. Ces fruits, d'une forme très allongée, long. 12—13 mm, recouverts de poils ferrugineux quand ils sont jeunes, deviennent de plus en plus globuleux et glabres à mesure qu'ils grossissent. Leur saveur est agréable, sucrée, acidulée et faiblement astringente. Ils peuvent être employés à confectionner d'excellentes confitures et ils sont utilisés au Japon pour la fabrication d'une espèce de vin. Le noyau est ovoïde, allongé (long. 12 mm), très atténué au voisinage du pédoncule du fruit où il se termine en bec, membraneux, soutenu extérieurement par 8 côtes fibreuses et garni intérieurement d'un épais feutrage de poils.

Le pédoncule s'allonge considérablement pendant la maturation du fruit et demeure très ferrugineux, long. 25—40 mm.

Les terrains frais et siliceux conviennent particulièrement à cette plante. On peut la multiplier facilement par des marcottes ou par des boutures qui mettent environ deux ans à s'enraciner. Ses graines doivent être „stratifiées" c'est-à-dire mises dans du sable dès leur maturité si l'on veut qu'elles germent au printemps. Elle mérite d'être cultivée dans les parcs en raison du bel effet ornemental de ses feuilles argentées et de ses fruits rouges.

Hab. Japon (Maxim. in H. L. B. no. 3). Cultivé dans différents parcs sous le nom de *E. edulis*: Les Barres (Loiret); Chambésy près Genève; Parc de la Tête d'Or à Lyon etc. (Voir tab. 7341 in Bot. Mag. 1894).

Rem. Une forme de cette espèce à feuilles plus étroites et plus rigides est cultivée dans l'Arboretum de M. de Vilmorin à Les Barres (Loiret) sous le nom de *E. cordifolia* Vilm.

E. multiflora ssp. *eu-multiflora* β **ovata** Max.

Syn.: *E. longipes β ovata* Max. „Folia acuminata, pedunculi eximie clavati, fructus modiu edulis."

Arbrisseau; jeunes rameaux de couleur rousse; rameaux âgés grisâtres et inermes.

Feuilles très minces, ovales, acuminées, arrondies à la base, aiguës à la pointe et parfois brusquement acuminées, à marge légèrement crispée quand elles sont sèches; le dessus verdâtre, glabre et lisse dans les feuilles adultes; le dessous argenté, luisant, non parsemé de nombreux poils ferrugineux; pétiole argenté, légèrement roussâtre; 5—7 nervures primaires insérées à 45°, légèrement incurvées vers la pointe de la feuille; entre deux nervures primaires, parfois une fine nerville s'avançant jusqu'à l'arcade marginale. Dimensions de quelques feuilles: 8 . 70 . 31 — 8 . 57 . 25 — 6 . 50 . 23.

Fleurs solitaires ou géminées et pendantes; limbe du périgone cylindrique, dilaté au-dessous des lobes, long. de la partie entière: 8 mm; lobes triangulaires ovales: 3,5 mm; tube du périgone ellipsoïde, légèrement roussâtre: 2—3 mm; pédicelle argenté: 7—8 mm; style glabre.

Fruits (induvie) ellipsoïdes, rouges „moyennement comestibles" (Maximowicz), recouverts de quelques écailles rousses; longueur de la drupe: 11—12 mm; pédoncule argenté, roussâtre, très claviforme, long. 18—23 mm.

Hab. Japon - Nippon: Prov. Senano in sylvis altioribus (Maxim. in H. L. B., no. 4).

E. multiflora ssp. *eu-multiflora* δ **crispa** Max.

Syn.: *E. longipes δ crispa* Max.: „Spinosa, elata, sublanceolata, pedicelli abbreviate".

Excl. syn. *E. crispa* Thbg.

Arbrisseau; rameaux grisâtres, courts, épineux.

Feuilles lancéolées, allongées, petites; la face supérieure d'un vert foncé, glabre avec quelques poils fasciculés sur la nervure médiane; la face inférieure argentée, d'un éclat satiné très vif; 4—5 nervures primaires très ténues, insérées sous un angle de 30° environ et se prolongeant longuement vers la pointe; pétiole faible, roussâtre, légèrement canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 5 . 45 . 18 — 4 . 35 . 12 — 3 . 32 . 10.

Fleurs non vues.

Fruits (induvie) rougeâtres, ellipsoïdes, revêtus de quelques écailles ferrugineuses; pédoncule grêle et de la longueur du fruit; long. 10—12 mm.

Hab. Japon. Amangi in prov. Hizen (Maxim. in H. B. et in H. L. B. sub no. 2). Chine ,Hupeh (no. 5484 Henry in H. B.).

E. multiflora ssp. *eu-multiflora* γ **parvifolia** Servettaz, var. nov.

Syn.: *E. longipes γ multiflora* Max: ,,Spinosa, parvifolia; folia varia, pedicelli brevius; fructu parvi, acerbi".

Arbrisseau; jeunes rameaux d'un rouge brunâtre; rameaux âgés grisâtres, inermes.

Feuilles elliptiques, sublosangiques; la face supérieure d'un vert foncé avec quelques écailles blanches dispersées; la face inférieure argentée, verdâtre, terne; nervures primaires indistinctes dans la feuille sèche; pétiole roux, allongé. Dimensions de quelques feuilles: 7 . 30 . 9 — 6 . 38 . 13 — 5 . 17 . 9.

Fleurs solitaires, 3—4 par ramule; limbe du périgone tubuleux, un peu dilaté vers l'orifice et atténué à la base, glabre à l'intérieur, recouvert de poils argentés et ferrugineux à l'extérieur, long. de la partie entière, 6—6,5 mm; lobes très larges, en forme d'ogive surbaissée, long. 4 mm; larg. 5 mm; tube du périgone ellipsoïde, jaune roussâtre, 3 mm; pédicelle jaunâtre, allongé, 13—20 mm, habituellement plus long que le reste de la fleur; style couvert de nombreux poils étoilés presque jusqu'à son extrémité; anthères subsessiles, glabres, le connectif prolongé en une courte pointe.

Hab. Japon. Yokohama ex Maximowicz in H. L. B., no. 1.

E. multiflora Thbg. ssp. *eu-multiflora* γ **rotundifolia** (Gagn.) Serv.

Syn.: *E. rotundifolia* Gagnaire, in Rev. horticole, p. 540 (1870).

Arbrisseau peu buissonnant, à rameaux rougeâtres, inermes.

Feuilles largement ovales, caduques, mais pouvant passer l'hiver sur l'arbuste quand il est abrité dans une serre (c'est sans doute pour cette raison que Gagnaire les a dites persistantes), glabres, luisantes en dessus; argentées avec de nombreux points ferrugineux en dessous; 4—5 nervures primaires; pétiole ferrugineux, canaliculé. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 45 . 29 — 5 . 40 . 28.

Fleurs solitaires, 4—5 par ramule; limbe du périgone subcylindrique, jaunâtre (long. de la partie entière, 6 mm); lobes largement ovales, long. 4—5 mm; tube du périgone ferrugineux, long. 5 mm; pédicelle allongé, ferrugineux, 12—14 mm; style glabre, la base du filet visible au-dessous de l'anthère.

Fruits (induvie) de la forme d'une olive, mûrissant en juillet.

Hab. ? Cultivé anciennement dans le Jardin du Muséum à Paris; actuellement dans les serres de la ville de Genève.

Rem. Koch dans Dendrologie p. 390, loc. cit. indique que l'*E. rotundifolia* est une forme de l'*E. umbellata* cultivée dans les jardins français et dont il y aurait 2 variétés: 1⁰ ,,foliis aureo marginatis" avec panachure de la marge; 2⁰ ,,foliis aureo maculatis" avec panachure de toute la surface du limbe foliaire; mais à la lecture des diagnoses données par cet auteur, on s'aperçoit qu'il a confondu *E. pungens* Thbg. avec *E. umbellata* Thbg., d'une part, et *E. reflexa* Decaisne avec *E. umbellata* Thbg., d'autre part.

E. multiflora ssp. **Yoshinoi** (Mak.) Servettaz.

Syn.: *E. Yoshinoi* Makino: Bot. Mag. Tokio, XVI, p. 155 (1902). Nom. vulg.: *Natsu-asadori.*

Cette espèce ne nous paraît différer de l'*E. multiflora* Thbg. que par la présence d'un revêtement tomenteux sur les fleurs et la face inférieure des feuilles; aussi la réunirons-nous à l'espèce de Thunberg car l'étude d'autres espèces d'*Elaeagnus*: *E. hortensis* M. B., *E. pungens* Thbg., nous a fait connaître que la forme des poils était susceptible de variations et que le tomentosisme ne constituait pas un caractère spécifique suffisamment sûr.

Nous traduisons de l'anglais en français la description de l'*E. Yoshinoi* Mak.: Arbrisseau de 3 mètres de hauteur environ, présentant de nombreuses épines sur les branches principales et le tronc; pousses de l'année tomenteuses, roussâtres, recouvertes de poils écailleux peltés et de poils étoilés fasciculés; les branches âgées d'un brun grisâtre, brun foncé ou châtaigne.

Feuilles caduques, membraneuses, courtement pétiolées, oblongues, lancéolées, elliptiques-ovales ou largement ovales, brusquement acuminées ou obtuses à la pointe, arrondies, obtuses ou aiguës à la base; le dessus parsemé de poils étoilés; le dessous tomenteux avec des poils étoilés d'un roux pâle, entremêlés avec des écailles de même couleur; 5—9 nervures primaires de part et d'autre de la nervure médiane, imprimées à la face supérieure et proéminentes à la face inférieure; pétiole tomenteux, canaliculé, long. 3—5 mm; limbe, long. 30—80 mm; larg. 15—50 mm.

Fleurs solitaires, courtement pédicellées, tomenteuses à la base; limbe du périgone subquadrangulaire, cylindrique à parois minces, un peu élargi au-dessous des lobes, glabre à l'intérieur, d'un diamètre de 3,5 mm environ; lobes étalés, ovales-arrondis, courtement acuminés, jaune verdâtre, long. 5—6 mm; tube du périgone subcylindrique un peu contracté vers le haut, plus court que le limbe du périgone, long. 4—5 mm; pédicelle tomenteux, 4—8 mm; anthères oblongues, portées par un filet très court, insérées dans la gorge du limbe du périgone; style filiforme, dépassant légèrement la gorge du périgone, incurvé à la pointe;

stigmate unilatéral, 2,5 mm; longueur totale de la fleur, 13—20 mm; fleurit en mai.

Fruit (induvie) globuleux, rouge, mûrit en juin, comestible, de saveur donce et légèrement astringente; pédoncule fort et court, recouvert d'écailles argentées et de poils étoilés. (D'après Z. Yoshino.)

Hab. Japon. Prov. Bitchù, Sayodani in Zyobo-gori. Ex Mr. Zensuke Yoshino of Takahaski, prov. Bitchù.

Elaeagnus Oldhami Max.

Maximowicz: Bull. de l'Acad. Imp. Pet. t. VII, p. 558 (1870). Blackwell: Index Florae sinensis in Journ. of Lin. soc. (1894).

Frutex, inermis; ramis robustis, squarrosis, pulverulentis, fusco-cinereis; ramulis novellis ferrugineis.

Folia annua, subcoriacea, obovata, rotundata, obtusa, in veteribus supra glabra sed in junioribus squamis ferrugineis tecta; subtus dense argenteo lepidotis; petiolo canaliculato, amplo, 5—6 mm lg.; lamina, 25—37 mm longa, 15—16 mm lata.

Flores in axilla foliorum juniorum solitarii, brevissime pedicellati, densissime argenteo-lepidoti; limbus perigonii brevissimus, supra ovarium valde constrictus, cylindricus; lobi triangulares, acuti, intus pilosi, circiter tam longi quam limbus perigonii (pars integra).

Fructus globosus dense squamis albis obtectus, 6—8 mm longus; nucleo membranaceo; pedunculus cylindricus, 2 mm longus.

Hab. Insula Formosa, prop. Tamsui (no. 459 Oldham in H. B. et in Herb. Kew). China (Blackwell: Index Fl. Sin.). Fokien; Amoy (Hance, 1415). Foockow (Maries).

Elaeagnus ovata Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. de l'Herbier Boissier, 2ème série, t. VIII, no. 6, p. 384 (1908).

Frutex, inermis; ramis juvenilibus ferrugineis dein fusco-cinereis, nudis.

Folia annua, subcoriacea, ovata, subrotundata, parva; margine undulato, supra viridia squamis nonnullis argenteis dispersis praedita, subtus argentea, squamis rufescentibus dispersis ornata; petiolo canaliculato, argenteo, 2,5—3 mm lg.; lamina, 20—25 mm longa, 13—15 mm lata.

Flores solitarii, erecti, omnino albi, nitentes, pauci, 1—3 in ramis brevissimis; limbus perigonii subquadrangulatus, brevissimus, pars integra, 2,5 mm; lobis triangularibus, intus glabriusculis, pilis paucis stellatis (2,5 mm); stylus subpubescens apice incurvatus, antheras haud attingens; antherae glabrae, subsessiles, lobos aequantes; discus subnullus.

Fructu ignoto.

Hab. Shang-Haï ex Fauvet (1879) in H. M. P.

L'*Elaeagnus ovata* Serv. se distingue de l'*E. Oldhami* Max. 1⁰ par ses feuilles beaucoup plus petites, de contour très ovale et jamais spatulées; 2⁰ par le pédicelle de ses fleurs, long. de 3 mm et non brévissime. Nous ne connaissons pas les détails de structure des fleurs de l'*E. Oldhami*, mais nous ferons remarquer que chez *E. ovata*, les anthères sont très grosses et le style, pubescent, est recourbé en une large boucle à son extrémité.

Elaeagnus Davidi Franchet.

Franchet: Plantae Davidianae ex Sinarum Imperio (1885—1886).

Frutex, 0,90—1,20 m altus, ramosissimus, spinescens; spinis tenuibus, vix 1 cm attingentibus; ramis gracilibus, erectis, in primo anno ferrugineis, dein glabris et cinereis.

Folia decidua, rigida, coriacea, elliptica, parva, apice rotundata vel rarius subacuta, Buxi forma et magnitudine, supra nuda, squamis raris conspersis in prima aetate praedita, subtus dense lepidota argentea cum nonnullis squamis fuscis; nervi primarii (4), supra vix distincti, subtus haud prominentes; petiolus tenuis, brevissimus, ferrugineus, canaliculatus, 2—3 mm lg.; lamina, 17—25 mm longa; 9—11 mm lata.

Flores nutantes, solitarii, ad ramulos recenter ortos in axilla bractearum deciduarum siti, argentei lepidoti cum squamis sparsis fuscis; limbus perigonii parvus, breviter tubulosus, campanulatus, pars integra, 3 mm; lobi late ovati utrinque squamis ferrugineis et argenteis obtecti; stylus dense pubescens, apice incurvatus; productus usque ad mediam partem antherae; antherae ellipsoideae, elongatae, glabrae; filamento duplo breviores; discus haud prominens; tubus perigonii, ellipsoideus, squamis rufis dense vestitus, 3 mm; pedicellus brevissimus, 1,5 mm; drupa ignota.

Hab. Thibet or. Prov. Moupine. Su-Tchuen in valle fluminis Yang-tze-Kiang ad rupes. (David in H. M. P.)

Rem. Parlant des affinités de cette plante, Franchet, loc. cit. dit: „Par ses fleurs qui se développent sur les pousses nouvelles l'*E. Davidi* se rapproche de l'*E. Oldhami* Max., *E. longipes* A. Gr. et *E. umbellata* Thbg.; il est surtout voisin du premier; il en diffère par ses feuilles moitié plus petites et surtout par la forme du périanthe, arrondi à la base au-dessus de l'ovaire et dont les lobes sont très courts et non point égaux à la partie entière du limbe comme on les voit dans la plante de Formose". Nous adoptons aussi cette manière de voir.

Elaeagnus Thunbergii Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. de l'Herbier Boissier, 2ème série, t. VIII, no. 6, p. 384 (1908).

Frutex, inermis, valde ramosus; ramis tenuibus, elongatis, laevibus, in juventute ferrugineis, dein cinereis et nudis.

Folia caduca, papyracea, elliptica; margine undulato, apice acuta, basi plus minus rotundata, supra veteribus glabris, nigrescentibus in siccis, junioribus squamis argenteis conspersis, subtus semper argentea, nitentia, nonnullis squamis ferrugineis conspersa; nervis primariis, 7—8, aliquantulum distinctis; petiolo gracile, elongato, ferrugineo, subsulcato, 8—12 mm lg.; lamina, 30—55 mm longa, 16—25 mm lata.

Flores solitarii, nutantes, 2—3, in ramulis brevissimis in axilla juniorum foliorum siti; limbus perigonii tubulosus, campanulatus, infra lobos valde dilatatus, extus argenteus et ferrugineus, intus glaber; pars integra, 5—5,5 mm; lobi triangulares ac lati quam longi, intus nonnullis pilis stellatis praediti, 2—2,5 mm lg.; stylus filiformis, 4—6 pilis stellatis praeditus, apice recurvatus, antheras superans, antherae parvae, subsessiles, lobis dimidio breviores; discus haud prominens; tubus perigonii ellipsoideus valde ferrugineus, intus glaber, 3 mm lg.; pedicellus tenuis, ferrugineus, 3 mm lg.; floret aprili.

Fructus ignotus.

Hab. Ins. Formosa (no. 462 Oldham in H. B., in H. M. P., in H. b. B. sub no. 177 — no. 9296 Warburg sub no. 182 et 183 in H. b. B.).

Elaeagnus Grijsii Hance.

Hance: Ann. des sc. nat. série IV, t. XV, p. 227 (1861).

Frutex, spinosus, tomentosus, totus pilis stellatis longe pedicellatis tectus; ramulis ferrugineo-lanatis; ramis veteribus subglabris, rigidis, subsarmentosis, sub angulo 90° inhaerentibus; medulla alba.

Folia perennia, membranacea, ovata, basi valde rotundata, breviter acuminata, apice obtusa, juventute utrinque tomentosa, supra veteribus glaberrima, nitida, subtus tomentosa, fulvescentia, pilis stellatis longe pedicellatis, parvae palmae similibus, conspersa; nervis primariis, 4—5, supra impressis, subtus aliquantulum prominentibus; petiolo brevi, nigrescente, lanuginoso, canaliculato, 3—4 mm lg.; limbo, 20—45 mm longo, 17—33 mm lato.

Flores solitarii, omnino tomentosi stellato-pilosi, fulvo-ferruginei in axilla foliorum juvenilium ad apicem ramorum siti; limbus perigonii campanulatus, poculiformis, in basi valde attenuatus, elongatus, infra lobos latus; lobi erecti, triangulares acuminati, intus pilis stellatis, albo-tomentosi; margine fusco; stylus squamis nonnullis praeditus, antheras vix attingens, apice incurvatus; antherae ellipsoideae, subsessiles, prorsus in fauce inclusae; discus haud prominens, glaber; tubus perigonii ellipsoideus, subcylindricus, intus glaberrimus, 3 mm; pedicellus, 2 mm lg.; limbus perigonii pars integra, 8 mm; lobi, 3 mm.

Fructus ignotus.

Hab. Fokien, China (no. 6686 Hance in H. M. P.).

Elaeagnus macrophylla Thbg.

Thunberg: Flora japonica, p. 67 (1784). Kaempf: Am. fasc. V, p. 789 (1712). A. Gray in Perr. Exp. p. 318 (1856). Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, no. 24, p. 610 (1857). Miquel: Prol. Fl. Jap. p. 301 (1865). Maximowicz: Mél. biol. VII, p. 560 (1870). A. Franchet et Savatier: En. Pl. Jap. 1, p. 409 (1875). Blackwell: Index Fl. sinensis in Journ. of Lin. soc. (1894). Kawakami in Bot. Mag. Tok. XI (1897). Nom. vulg. Japon: *Kotai*, vulgo *Gomi* et *Fou Gumi*.

Frutex; ramulis trigono-angulatis, rufescentibus, cinereis; ramis subcylindricis, sinuosis, subsarmentosis, cinereis, dein nigrescentibus, inermibus; gemmis ochraceis.

Folia perennia, crassa, flexilia, haud coriacea, rigida, ovato-elliptica, late ovata vel subrotundata, basi subcordata vel attenuata, apice obtusa vel acuta; pagina superior foliorum juvenilium squamis obsoletis argenteis conspersa; pagina superior veterum foliorum glabra, viridis nitescens; pagina inferior argentea, squamis ferrugineis paucis conspersa; nervi primarii, 6—8, sub angulo 60—80° orti, 3—5 mm, a margine arcuato conjuncti, subtus parum prominentes; margine aliquantulum denticulato subcrispato; petiolus longus, semi cylindricus, supra planiusculus, 13—20 mm lg.; limbus, 40—98 mm longus, 30—60 mm latus.

Flores solitarii, subpatentes, albi, 1—8, in ramulis brevibus (1—2 cm) siti, oct.—sept. nascentibus; limbus perigonii brevis, campanulatus, infra lobos dilatatus, basi attènuatus; lobi late ovati obtusi, latiores quam limbus perigonii sed ei subaequilongi, semi erecti, intus pilis stellatis nonnullis conspersus; stylus apice subincurvatus, antheras superans, filiformis, pubescens; antherae ellipsoideae, subsessiles, filamento supra mediam partem affixo; discus haud prominens, cupuliformis; tubus perigonii ellipsoideus, luteus, intus glaber, 3 mm lg.; pedicellus luteus, 3—4 mm; limbi perigonii pars integra, 4—4,5 mm longa; lobis, 4—4,5 mm longis.

Fructus longe ellipsoideus, argenteus, 14—18 mm longus, 6—7 mm latus, parum carnosus; nucleo membranaceo, octocostato, costis angustis, intus tomentosis; pedicellus, 5—6 mm.

Hab. Japonia: Nagasaki (Oldham no. 392, 394 in H. L. B.). Yokoska (no. 1068 Savatier in H. M. P.). Côte de Tsuruga (no. 7878 Urb. Faurie in H. B.). Ad promontorium Nomo-Saki (Buerger sub no. 384, 385 in H. L. B.). Nippon, in rupibus terns mare Mijadza (no. 4825 Faurie in H. b. B., sub no. 132). Shonai (Kawakami: Bot. Mag. Tok. XI. 1897). Korean Archipelogo (no. 390 Oldham in H. L. B.). Kosedo (Thunberg sub no. 383 in H. L. B.). Yokohama (Maxim. in H. B.). Inasa (Siebold, no. 396, 397, 398, 399, 400 in H. L. B.).

Rem. 1° Les feuilles de l'*E. macrophylla* Thbg. sont tantôt arrondies et subcordées, tantôt elliptiques et atténuées à la base; aussi peut-on distinguer deux variétés d'après la forme des feuilles; cependant ces variétés sont reliées par des intermédiaires présentant à la fois ces deux espèces de feuilles; ainsi les spécimens des no. 386 387, 388, 389, etc. in H. L. B. sont pourvus de feuilles arrondies, les no. 391, 396, 397, de feuilles elliptiques; mais le no. 394 possède

à la fois des feuilles à base atténuée, vers le sommet du rameau, et des feuilles arrondies à la base de ce rameau. 2⁰ Dans leur développement, les feuilles de l'*E. macrophylla* Thbg. présentent un allongement rapide du pétiole de sorte qu'elles ont, à un certain stade, l'aspect d'une petite pelle munie d'un long manche. 3⁰ Miquel, dans Prol. Fl. Jap. appelle l'attention sur le no. 662 Oldham dont les feuilles sont très petites, mais il y a lieu de remarquer que ces feuilles n'ont pas encore atteint leur complet développement. 4⁰ La fleur de l'*E. macrophylla* Thbg., présente souvent une curieuse anomalie qui la rapproche de celle des *Shepherdia* (8 étamines); cette anomalie consiste dans la présence de 4 staminodes insérés en face des lobes et à leur base. Ces staminodes sont formés d'un filet vasculaire terminé par un moignon cellulaire dépourvu de sacs polliniques. 5⁰ Nous présumons que l'*E. macrophylla* Thbg. peut s'hybrider avec l'*E. pungens* Thbg.; en effet les spécimens des no. 384, 385 in H. L. B. présentent des caractères intermédiaires entre ceux de ces deux espèces: leurs fleurs sont celles de l'*E. macrophylla* Thbg., tandis que leurs rameaux et leurs feuilles rappellent ceux de l'*E. pungens* Thbg.

Elaeagnus Loureiri Champ.

Champion in Hook. Journ. of Bot. no. 541, July (1853). Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, no. 15, p. 613 (1857) et in Linnaea XXX (1860). Bentham: Fl. Hongk. p. 298 (1861). Maximowicz: Mél. Biol. VII, p. 559 (1870).

Fruticosa, inermis; ramis teretibus, tenuibus, flexuosis, dense ferrugineis, nitentibus.

Folia papyracea, firma, perennia, ovalia, basi rotundata, apice acuta, haud longe acuminata, supra viridia, glabra, subtus ferrugineo-cinerea, punctis fuscis distinctis conspersa; nervi primarii, 5—6, utrinque in sicco prominentes, 3 mm a margine arcuato conjunctis; petiolus ferrugineus, late canaliculatus, lateraliter acutus, 10 mm lg.; limbus, 90—95 mm longus, 47—50 mm latus.

Flores suberecti, ampli, cupreo-rubescentes, nitescentes, pauci, 1—2 in ramulis brevissimis aphyllis in axilla bractearum caducarum siti; limbus perigonii magnus campanulatus, subquadrangulatus; lobis erectis, longe trangularibus, acutis, intus squamis rotundatis praeditis; stylus glaber rectilinearis, filiformis, apice recurvatus, mediam antheram attingente; antherae ellipsoideae, filamentis breviores; discus glaber, cupuliformis, formante gradum in limbus perigonii ad basem; pedicellus, 4—7 mm longus; lobi, 6,5 mm longi; limbus perigonii (pars integra) 12 mm longus.

Fructus ferrugineus, longe ellipsoideus, subcylindricus, 19 mm longus, 9 mm latus; nucleus membranaceus, octo costis tenuibus percurso; pedunculus, 7—8 mm longus.

Hab. Ins. Hong-kong, Mts. Parker et Cough (Champion). Hong-kong (no. 397 Wright in H. M. P.). Kwang-tung, Macao (Henriques).

Rem. 1⁰ On rencontre souvent dans les herbiers sous le nom de *E. Loureiri*, l'*E. Gussoni* ou l'*E. Gaudichaudiana*, mais on reconnaîtra facilement l'*E. Loureiri* à la grandeur de ses fleurs: long. du limbe du périgone, 18 mm. 2⁰ Il ne faut pas non plus confondre l'*E. Loureiri* Champion avec l'*E. latifolia* Loureiro (Fl. Coch. p. 113. 1790). Cette dernière plante nous semble être voisine de l'*E. ovata* Serv. et de l'*E. Oldhami* Max.

Elaeagnus Griffithii Servettaz.

Servettaz : Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. de l'Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, no. 6 (1908).

Frutex? ramis ferrugineis, tenuibus, sarmentosis, inermibus.

Folia membranacea, perennia, ampla, longe elliptica, basi rotundata, apice longe acuminata, subdissymetrica; folia juvenilia utrinque rubescento-ferruginea; vetera supra glabra, viridia, subtus rubescentia; nervi primarii, 6—7; inter duos nervos primarios, 8—10 breves veniae sequentes sunt; petiolus brevis, dense ferrugineus, valde canaliculatus, 8—9 mm longus; limbus, 80—135 mm longus, 30—54 mm latus.

Flores solitarii in ramulis tenuibus qui sunt longiores quam petiolus folii axillaris, in autumno ex axilla juvenilium foliorum nascentibus; limbus perigonii argenteus et ferrugineus late campanulatus; lobi triangulares, ovales, intus dense squamis rotundatis vestiti; stylus glaber, filiformis, sinuosus, antheras superans, apice haud incurvatus; stamina filamentis longioribus quam antherae; discus subnullus in fundo perigonii planus haud cupuliformis; tubus perigonii ellipsoideus, argenteus et ferrugineus, intus glaber, 5 mm lg.; pedicellus, 9 mm lg.; limbus perigonii (pars integra) 7 mm longus, infra lobos, 6 mm latus; lobi, 5 mm longi.

Fructu ferrugineo, ellipsoideo, subcylindrico, longe pedicellato; vidi fructum 10 mm longitudine cum pedicello 18 mm.

Hab. East Bengal (no. 4383 Griffith in H. D. C. et in H. M. P. et in H. b. B. sub no. 142).

Rem. Cette espèce est voisine de l'*E. Loureiri* Champ., mais elle s'en distingue: 1⁰ par ses fleurs qui sont plus petites, moins ferrugineuses, plus longuement pédicellées et de forme plus campanulée; 2⁰ par ses rameaux florifères qui sont plus allongés et portent de petites feuilles; 3⁰ par ses feuilles qui sont plus grandes, plus étroites, toutes proportions gardées et longuement acuminées; 4⁰ enfin par son fruit (induvie) pourvu d'un pédoncule plus long que la drupe.

Elaeagnus yunnanensis Servettaz, sp. nov.

Servettaz : Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. de l'Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 385 (1908).

Frutex? inermis; rami tomentosi, tenues, teretes, flexuosi, ferruginei.

Folia perennia, membranacea, firma, oblongo-lanceolata, basi subrotundata, apice longe acuminata; margine regulariter integro, supra viridi, in sicco nigrescentia, subtus argentea, viridia, tomentosa, juventute utrinque argentea; nervi primarii, 6—7, curvilineares, sub angulo 60° nascentes, supra impressi, valde subtus prominentes; petiolus canaliculatus, tomentosus, 6—7 mm longus; lamina, 50—60 mm longa, 18—20 mm lata.

Flores solitarii vel gemini, suberecti, argentei et rufescentes, praesertim ad basim tomentosi, 3—6 in ramulis brevibus in axilla juvenilium foliorum; limbus perigonii tubulosus subquadrangulatus, parum infra lobos dilatatus; lobi ovati, longe acuminati; limbus perigonii (pars integra) subaequilongi, intus pilis paucis stellatis; stylus glaber, filiformis, basim antherae attingens, haud apice incurvatus; antherae ellipsoideae, elongatae, subsessiles; discus haud prominens circa basim styli pubescens; tubus perigonii ellipsoideus, rufescens, valde tomentosus, 1,5 mm longus; pedicellus tomentosus, brevis, 0,5—1 mm lg.; lobi, 6 mm longi; limbus perigonii (pars integra), 6 mm longus.

Fructus ignotus.

Hab. Yunnan. Ex no. 4992 Delavay: ,, Yunnan. Song-ki" in H. B.

Elaeagnus arborea Roxb.

Roxburgh: Fl. Ind. ed Carey, p. 461 (1820). Don: Prodr. Fl. Nepal, p. 67 (1825). Wall: Cat. no. 4027 (1828). Schlechtendal: D. C. Prodr. XIV, p. 611, no. 8 (1857) et in Linnaea XXX, p. 359 (1860).

Arbor; ramis cinereis, ferrugineis, patentibus haud sarmentosis.

Folia perennia, papyracea vel chartacea, ovato-elliptica, acuminata, basi rotundata, interdum attenuata, supra fusco-viridia in sicco, maculata vel immaculata, subtus argentea, squamis ferrugineis dispersis obtecta; petiolus canaliculatus, 5—7 mm longus; limbus 40—90 mm longus, 20—47 mm latus.

Flores solitarii, albi, squamis ferrugineis nonnullis dispersis tecti, pauci vel multi, 10—15 in ramulis brevissimis fasciculati, suberecti; limbus perigonii tubulosus, subcampanulatus, infundibuliformis, infra lobos plus minus dilatatus, basi conicus a tubo perigonii parum distinctus; lobis late triangularibus, acuminatis; stylus glaber; disco subnullo, glabro; pedicellus 2 mm longus; tubus perigonii ellipsoideus, 2,5 mm longus; limbus perigonii, 6 mm longus; lobi, 2,5 mm longi.

Fructus albicans, squamis argenteis dense obductus, junior costis valde prominentibus percursus, magnitudine olivae, oblongo, cylindraceus.

Hab. Napaul (Wallich). Garrow Hills (Roxburgh). Bhotan (Griffith).

1°. Floribus albicantibus; limbo perigonii infundibuliformi, infra lobos valde dilatato, punctis ferrugineis nonnullis pedicellis et tubo perigonii conspersis, flores 5—6, in singulo ramulo; foliis semper immaculatis.

ssp. *eu-arborea* Servettaz.

2⁰. Floribus ferrugineis; limbo perigonii longe tubuloso, infra lobos parum dilatato, punctis ferrugineis multis consperso, multiflores in singulo ramo dense aggregati (10—15). ssp. *nigricans* Servettaz.

Rem. Schlechtendal dans D. C. Prodr. a confondu l'*E. arborea* Roxb. avec certaines formes de l'*E. kologa*, à fleurs blanches, d'où le rapprochement qu'il a établi entre ces deux espèces dont il a fait des subdivisions de l'*E. latifolia* L. Ces deux espèces sont pourtant bien différentes: *E. arborea* Roxb. a des fleurs tubuleuses allongées ou tubuleuses, campanulées, atténuées à la base et dilatées au-dessous des lobes; il vit au Népaul. *E. kologa* a des fleurs urcéolées, dilatées dans leur partie médiane, contractées au-dessous des lobes et vit dans la presqu'île du Dekkan. Le spécimen no. 137 de l'herbier du Muséum de Berlin, déterminé par Schlechtendal sous le nom de *E. arborea* Roxb. est en réalité un *E. kologa* Schlecht.

E. arborea ssp. **eu-arborea** Servettaz, ssp. nov.

Syn.: *E. arborea* Roxburg: Fl. Ind. ed Carey, 1, p. 461 (1820).

Arbre; rameaux étalés, d'abord recouverts d'écailles ferrugineuses puis glabres et de couleur noirâtre, non spinescents.

Feuilles papyracées, assez fermes, ovales-elliptiques, à base arrondie, courtement et assez brusquement acuminées; la face supérieure glabre, d'un vert foncé, un peu marron dans les feuilles sèches; la face inférieure argentée, verdâtre, avec quelques points ferrugineux dispersés çà et là; la marge un peu crispée; 5—6 nervures primaires, rectilignes, insérées sous un angle de 45 ^{0} environ, se réunissant nettement par des arcades au voisinage de la marge; entre deux nervures primaires, 4—5 courtes nervilles parallèles entre elles; pétiole ferrugineux étroit, comme comprimé latéralement, parcouru par un sillon linéaire en dessus, long. 5—6 mm; limbe, long. 60—80 mm; larg. 30—40 mm.

Fleurs très blanches, en petit nombre, 2—5 par ramule, naissant solitairement à l'aisselle de grosses bractées caduques sur des rameaux plus courts que le pétiole de la feuille axillaire; limbe du périgone infundibuliforme, très étroit à la base où il se continue sans démarcation nette avec le tube du périgone, dilaté au-dessous des lobes, recouvert de poils argentés sur lesquels se détachent çà et là quelques poils ferrugineux; long. de la partie entière, 6 mm; lobes largement triangulaires, ovales, subpubescents sur leur face interne, long. 3 mm; larg. 4 mm; style glabre, flexueux, non recourbé en crosse à la pointe, dépassant légèrement le niveau supérieur des anthères; stigmate court; anthères ellipsoïdes, d'une longueur égale à la moitié de celle des lobes, portées au-dessus de leur milieu par un filet plus long que la moitié de l'anthère; disque épaississant la base du limbe du périgone, non saillant; tube du périgone subcylindrique, atténué à la base, 2,5 mm, pédicelle roussâtre, 4—5 mm.

Les jeunes fruits (induvie) sont d'un blanc argenté, ellipsoïdes, parcourus par 8 fortes côtes et portés par des pédoncules de 6—7 mm quand ils ont 1 centimètre de longueur. D'après Roxburgh, les fruits mûrs sont de la forme d'une olive mais plus grands et consommés par les indigènes.

Hab. Népaul: no. 4027/a Wallich in H. D. C., in H. Del., in H. b. B. sub no. 146, 147 et in H. L. B. sub no. 344; no. 4383/1 Griffith (East Himalaya) sub no. 145 in H. b. B.

Rem. Schlechtendal a indiqué comme synonymes de l'*E. arborea*, l'*E. acuminata* Link. et l'*E. argentea* Colla (Hort. Ripul. t. 28), mais il convient d'écarter cette synonymie: *E. acuminata* Link est un *E. conferta* Roxb., et *E. argentea* Colla, un *E. argentea* Pursh.

E. arborea ssp. **nigricans** Servettaz, ssp. nov.

(a) Folia papyracea, maculis magnis nigrescentibus, basi rotundata.
α maculata Servettaz.

(b) Folia subcoriacea haud maculata, basi attenuata.
β immaculata Servettaz.

E. arborea ssp. *nigricans* α **maculata** Servettaz, var. nov.

Arbre; rameaux ferrugineux quand ils sont jeunes, noirâtres dès la deuxième année, ascendants, non spinescents.

Feuilles papyracées, persistantes, ovales-elliptiques, larges, arrondies à la base, acuminées à la pointe; le dessus d'un vert sombre, couvert de grandes macules noires, de 1 à 1,5 cm de longueur, allongées dans la direction des nervures; le dessous argenté, verdâtre; 5 nervures primaires insérées à 45°, très distinctes sur les deux faces, marquées par un sillon à la face supérieure et proéminentes à la face inférieure; marge un peu crispée; pétiole ferrugineux, canaliculé, 5—8 mm; limbe, long. 45—90 mm; larg. 20—47 mm.

Fleurs subdressées, groupées en ombelles de 12 à 20 sur des rameaux très courts, naissant solitairement ou par deux à l'aisselle de bractées caduques, courtes et très ferrugineuses; limbe du périgone tubuleux, peu dilaté vers l'orifice, se continuant sans démarcation bien nette avec le tube du périgone, argenté-verdâtre avec de nombreux points ferrugineux dispersés, long. de la partie entière, 6 mm; lobes largement triangulaires, ovales, obtus, couverts de nombreux poils étoilés sur la face interne, long. 2 mm; style glabre, recourbé en crochet à son extrémité, laquelle dépasse à peine les anthères; stigmate court; anthères ellipsoïdes, portées en leur milieu par un filet court, aplati et élargi vers sa base; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux, glabre à l'intérieur, 3 mm; pédicelle ferrugineux, court, 2 mm.

Hab. Manipour. Ex G. Watt: „Flora of Manipour on the Eastern Frontier of India, Field no. 6181" sub no. 345 in H. L. B., no. 144 in H. b. B., et ex G. Watt: „Manipour, Hill behind Kohima, alt. 6000 f." in H. M. P.

E. arborea ssp. *nigricans* β **immaculata** Servettaz, var. nov.

Cette variété, comme la précédente, a des fleurs ferrugineuses, longuement tubuleuses et faiblement dilatées au-dessous des lobes, groupées en fascicules de 12 à 20 sur des ramules brévissimes, entièrement cachés par les fleurs, mais elle s'en distingue par ses feuilles qui sont coriaces, de forme allongée, elliptiques et aiguës aux deux extrémités.

Hab. Napaul ex Wallich: „*E. conferta* Roxb., Napaul. (1821)" in H. Del. (C'est à tort que ce spécimen a été déterminé. *E. conferta* Roxb.).

Elaeagnus glabra Thbg.

Thunberg: Fl. Japonica, p. 67 (1784). Blume: Bijdrag, p. 639 (1825). Hassk.: Cat. hort. Bogor. (1844). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 614, no. 23 (1857) et in Linnaea XXX (1860). Miquel: Prol. Fl. Jap. p. 302 (1865) et in Ann. Mus. Bot. Lugd. bot. III, p. 138. Maximowicz: Mél. biol. VII, p. 561 (1870). Franchet et Savatier: Enum. Pl. Jap. 1, p. 409 (1875). Blackwell: Index Fl. sinensis in Journ. of the Lin. Soc. (1894) no. 177.

Syn.: *E. tenuiflora* Bentham: Hooker in Kew Journ. bot. V, p. 197 (1853) et in Schlecht. D. C. Prodr. XIV (1857). Nom. vulg.: *Yama-Gumi* ex Miquel.

Arborescens (Thunberg); ramis inermibus vel spinis rarissimis, sarmentosis, teretibus, ferrugineis, nitentibus, juventute laevigatis, postea fuscis, cinereis.

Folia perennia, subcoriacea vel coriacea, lanceolata vel ovata, abrupte acuminata vel late ovata, apice obtusa; margine integro haud crispato, supra glabra, pallida vel fusco viridia, rete vasculare haud prominente, subtus cupro-rubescentia vel rubescentia, laevia; folia juvenilia utrinque pilis cupro-rubescentibus tecta; 5—7 nervi primarii, obliqui, tenues, sub angulo 45—60° divergentes, utrinque visibiles; petiolus canaliculatus, ferrugineus, 6—11 mm longus; limbus, 40—70 mm longus, 16—25 mm latus.

Flores solitarii, nutantes, 3—6 in ramulis brevibus autumno nascentes; limbus perigonii longe tubulosus, anguste subcylindricus vel infundibuliformis, ferrugineus, sectione rotundatus, parum a tubo distinctus; lobi triangulares, acuti, intus subpubescentes; stylus pubescens vel nudus, apice incurvatus; antherae subsessiles; discus haud prominens; tubus perigonii ellipsoideus, 2—3 mm longus; pedunculus tenuis, 3—4 mm longus; limbus perigonii (pars integra) 7—8 mm longus; lobi, 3—3,5 mm longi.

Fructus ellipsoideus, basi attenuatus, ferrugineus vel cinereus, 12—20 mm longus; nucleus chartaceus, octocostatus; pedunculus, 4—10 mm longus.

Hab. China, Japonia, Formosa.

1. Flores limbo perigonii tubuloso, infundibuliformi valde basi attenuato, 7—8 mm longo; ramis parum sarmentosis (2).
   Flores limbo perigonii longe cylindrico, 9—11 mm longo; pedicello magis tenui quam praecedentis; floribus multis, 5—6 in singulo ramo; ramis valde sarmentosis; foliis membranaceis, basi rotundatis, lanceolatis, elongatis, vel ovatis ellipticis, subtus fulvis, nitidis.
   ssp. *tenuiflora* (Benth.) Servettaz.

2. Foliis subcoriaceis apice acutis, lanceolatis vel ovatis acuminatis; stylo interdum pubescente, pedicello fructum haud attingente 1 cm; fructu rubro-ferrugineo, ellipsoideo (3).
Foliis valde coriaceis, crassis, obtusis, late ovalibus; stylo glabro; pedicello fructus filiformi, 1 cm attingente; fructu cinereo, ferrugineo, subcylindrico, 18—20 mm longo. ssp. *crassifolia* Servettaz.

3. Foliis ovatis, abrupte acuminatis, basi rotundatis; stylo glabro vel subglabro. ssp. *eu-glabra* Servettaz.
Foliis lanceolatis, elongatis. ssp. *oxyphylla* Servettaz.

E. glabra Thbg. ssp. **eu-glabra** Servettaz, ssp. nov.

Arbuste; rameaux d'un rouge ferrugineux, luisants, d'un éclat métallique quand ils sont jeunes, puis marrons et gris-cendré au bout de deux ou trois ans, non spinescents ou avec de rares épines non aiguës, insérés obliquement, non sarmenteux, non renflés à la base au voisinage de leur insertion.

Feuilles persistantes, parcheminées, ovales-elliptiques, larges et courtes, acuminées, arrondies à la base; le dessus d'un vert brunâtre, (feuilles sèches), glabre, uni, sans réseau vasculaire proéminent, le dessous d'un rouge cuivreux ou d'un roux-ferrugineux bien uni; les deux faces de la jeune feuille recouvertes de poils rouge-cuivre; 5—6 nervures primaires rectilignes, insérées sous un angle de 60° environ, imprimées à la face supérieure et légèrement proéminentes à la face inférieure (feuilles sèches); pétiole nettement canaliculé, tranchant sur les bords, 5—10 mm; limbe, long. 30—60 mm; larg. 15—35 mm. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 44 . 13 — 7 . 60 . 35 — 10 . 68 . 24.

Fleurs solitaires pendantes, peu nombreuses, 1—3 par ramule, naissant à l'automne à l'aisselle de bractées caduques sur des rameaux très courts, souvent plus courts que le pétiole de la feuille axillaire; le limbe du périgone ferrugineux, très étroit, infundibuliforme, atténué à la base, de section arrondie, non séparé du tube du périgone par un col bien distinct; long. de la partie entière, 5—5,5 mm; lobes triangulaires, aigus, présentant quelques poils étoilés sur leur face interne, long. 3—3,5 mm; style glabre oú subpubescent; anthères petites, arrondies comme un grain de café, portées en leur milieu par un filet très grêle, non visible à la base de l'anthère; disque épaississant la base du limbe du périgone et marqué par un gradin bien net sur le bord de la coupe; tube du périgone ellipsoïde, 2 mm; pédicelle gracile, ténu, 3—4 mm.

Fruits (induvie) ellipsoïdes, peu charnus, abondamment recouverts d'écailles ferrugineuses, très atténués au voisinage du pédoncule où ils présentent une espèce de bec; noyau parcheminé, parcouru par 8 côtes fines; long. 10—14 mm; larg. 6—8 mm; pédoncule, 3—4 mm.

Hab. Japon, Chine. Ref. 1° Plantes dont le style est pubescent: no. 23, 298, 300, 303, 309 (Japon) in H. L. B.; no. 296 in H. L. B. (Jama Gumi in Monte ignivomo. Wunzen, ins. Kiou Siou.);

no. 11 912 Faurie (Mont de Kochii); no. 15 513 Faurie (Szu), in H. B. 2° Plantes à style glabre: no. 304, 308 in H. L. B.; no. 1071 Savatier (Yokoska) in H. M. P.

E. glabra ssp. **tenuiflora** (Benth.) Servettaz, comb. nov.

Syn.: *E. tenuiflora* Benth. ex Hooker in Kew Journ. bot. V, p. 197 (1853).

Arbuste; rameaux inermes, cylindriques, d'un rouge ferrugineux intense, polis, incurvés, sarmenteux, fortement renflés et arrondis au niveau de leur insertion, laquelle a lieu sous un angle de 45—90°.

Feuilles elliptiques, étroites, lancéolées, aiguës à la pointe, atténuées à la base, subcoriaces, très entières à la marge, lisses, luisantes, d'un vert gai en dessus, ferrugineuses et de teinte bien uniforme en dessous; 5—6 nervures primaires, insérées à 45°, nettement réunies en arcades vers la marge; pétiole canaliculé, 5—6 mm; limbe, long. 28—50 mm; larg. 12—22 mm.

Fleurs ferrugineuses, pendantes, très nombreuses, en groupes ombelliformes au nombre de 5 ou 6 par ramule; limbe du périgone longuement tubuleux, étroit et cylindrique, non en entonnoir; long. de la partie entière, 8—9 mm; lobes triangulaires, aigus, subpubescents sur la face interne, de longueur sensiblement égale à celle de la moitié de la partie entière du limbe du périgone; style glabre, légèrement incurvé à la pointe et dépassant les anthères; disque épaississant la base du limbe du périgone; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux, 2—3 mm; pédicelle ténu, 2—3 mm.

Fruit inconnu.

Hab. Formose, Japon, Chine. Formose (Benth. in H. D. C.). Chusan (no. 114 Fortune in H. B. et in H. Del.). Nagasaki (no. 665 Oldham in H. Kew.).

E. glabra ssp. **crassifolia** Servettaz, ssp. nov.

Arbuste; rameaux d'un ferrugineux sombre, non sarmenteux, robustes.

Feuilles largement ovales, très arrondies à la base, obtuses à la pointe, épaisses, coriaces d'un vert noirâtre en dessus, d'un roux cendré à la face inférieure; 6—7 nervures primaires; parfois une nerville assez longue intercalée entre 2 nervures primaires; pétiole robuste, noirâtre, canaliculé, 7—10 mm; limbe, long. 40—70 mm; larg. 25—40 mm.

Fleurs coiffant le fruit jusqu'à sa maturité, solitaires sur des rameaux demeurant très courts, longs de 1 à 2 mm à la maturité des fruits; limbe du périgone ferrugineux, infundibuliforme, atténué à la base, long. de la partie entière, 6 mm; lobes triangulaires, subpubescents sur leur face interne, long. 2,5 mm; style glabre; tube du périgone ellipsoïde; pédicelle grêle, s'allongeant pendant la maturation du fruit.

Fruit (induvie) ellipsoïde, peu charnu, recouvert de poils ferrugineux-grisâtre, long. 18—26 mm; noyau parcheminé avec 8 côtes saillantes; pédoncule filiforme, 10—11 mm.

Hab. Japon ex Siebold in H. L. B., no. 308.

E. glabra ssp. **oxyphylla** Servettaz, ssp. nov.

Arbuste; rameaux ferrugineux, non sarmenteux, non renflés vers leur insertion, inermes.

Feuilles elliptiques, lancéolées, doublement aiguës comme celles de l'*E. tenuiflora* Benth., mais beaucoup moins rigides, de teinte plus claire à la face inférieure et plus verdâtres en dessus, parfois un peu dissymétriques; 5—6 nervures primaires, légèrement curvilignes; pétiole, 5 mm; long. du limbe 50—60 mm; larg. 23—27 mm.

Fleurs de même forme et de mêmes dimensions que celles de l'*E.* glabra ssp. *eu-glabra*, mais le style est toujours pubescent; lobes, 3 mm; limbe du périgone (partie entière) long. 5—5,5 mm; tube du périgone, 2—2,5 mm; pédicelle, 3 mm.

Fruit inconnu.

Hab. Chine. Ichang, ex no. 3169 Henry sub. no. 300 in H. L. B.

Elaeagnus difficilis Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 386 (1908).

Frutex, inermis; ramis ferrugineis, teretibus, tenuibus, elongatis, sub angulo 45^0 divergentibus.

Folia perennia, papyracea, lanceolata, angusta, longe acuminata, basi acuta, interdum subdissymetrica, margine leviter undulato, supra glabra in veteribus, sed in junioribus squamis ferrugineis tecta, subtus ferrugineo rubescentes, nitentes; nervi primarii 5—6, curvilineares, sub angulo 45^0 nascentes, saepe invenitur nervillus parvulus inter duos nervos primarios; petiolus ferrugineus, canaliculatus, 7—10 mm longus; limbus, 60—110 mm longus, 13—32 mm latus.

Flores breves, solitarii, nutantes, autumno nascentes, 1—3 in ramulis brevissimis; limbus perigonii a tubo perigonii valde distinctus, quadrangulatus, tubulosus, subcampanulatus, cupreo nitens; lobi triangulares, ovati, obtusi, intus pilis multis stellatis notatus; stylus glaber, flexuosus, haud apice incurvatus, acutus, antheras superans; antherae ellipsoideae, filamento brevissimo, filamento mediae affixae, $^2/_3$ loborum aequantes; discus haud prominens, crassiusculus, planus in fundo perigonii; tubus perigonii subcylindricus, 2 mm longus; pedicellus tenuis, brevis, 1—1,5 mm longus; lobi, 2—2,5 mm lg.; limbus perigonii (pars integra), 4,5 mm lg.

Fructus ignotus.

Hab. China. Ex no. 1451 Henry in H. M. P. (Patung, China).

Elaeagnus Henryi Warburg.

L. Diels: Die Flora von Central China in Engl. Jahrb. XXIX, p. 483 (1900).

Frutex?; ramis sarmentosis, elongatis, saepe reflexis, subrecurvatis, sub angulo 90° divergentibus, valde ad insertionem dilatatis, pallide ferrugineis vel cinereis, haud rugosis, teretibus, ad apicem subangulatis, inermibus vel spinis aphyllis, 1—2 cm longis, subcurvatis, haud acutis, munitis.

Folia perennia, valde coriacea, ampla, late elliptica, apice saepe abrupto et clare acuminata, basi rotundata, raro cuneiformia, supra glabra, nitentia, viridia, subtus argentea, nonnullis pilis pallide rufescentibus dispersis conspersa; venae primariae, 4—8, sub angulo 60° nascentes, supra impressae, subtus leviter prominentes; petiolus crassus, supra planus, ferrugineus, 8—10 mm longus; limbus, 100—130 mm longus, 40—60 mm latus.

Flores solitarii, cernui, pauci, 1—3 in ramulis brevissimis, autumno nascentes in axilla bractearum caducarum; limbus perigonii tubulosus, subcampanulatus, infra lobos dilatatus, ad basim sensim attenuatus, argenteus et squamis nonnullis rufis dispersis praeditus; lobi late triangulares, apice obtusi, intus pilosi; stylus glaber, flexuosus, filiformis, apice subincurvatus, superiorem partem antherarum attingens; antherae ellipsoideae, filamento brevissimo, supra mediam partem affixae; discus crassus, cupuliformis, i e medio depressus et circum marginatus; tubus perigonii ellipsoideus, rufescens (2,5 mm), haud intus pubescens; pedicellus, 2 mm longus, limbus perigonii, 8 mm longus; lobi, 3 mm longi.

Fructus argenteus lepidotus, immaturus oblongus, 11 mm longus; pedunculus, 5 mm longus.

Hab. Central China, ex no. 3307 Henry (Ichang and immediate neighbourhood. China, in H. M. P. et in H. B. Nantchuan: Shan tzu p'ing (Diels).

Rem. Par son port (rameaux retombants), par sa faible spinescence, la rareté, la forme, la couleur de ses fleurs, l'*E. Henryi* se rapproche un peu de l'*E. pungens* ssp. *reflexa*, mais il s'en éloigne par le sarmentosisme de ses rameaux plus arqués, par la taille et la forme de ses feuilles.

Elaeagnus pungens Thbg.



Fig. 11.

Elaeagnus pungens Thbg. — 1, 2, 9, 10, ssp. *eu-pungens* Serv. (1, *α ovata* Serv.; 2, *β rotundifolia* Serv.; 9, *γ aurea*, hort.; 10, *δ Frederici variegata* (Ils.) Serv.); 4—5, ssp. *reflexa* (Dcne.) Serv., face inférieure et face supérieure de la feuille); 6, 8, 12, ssp.? *subpungens* Serv., à comparer avec 7, 11 de ssp. *eu-pungens* Serv.

Thunberg: Flora Japonica, p. 68 (1784). Kaempf: Amen. fasc. V, p. 789 (1712). Blume: Bijd. tot. de Flora, p. 639 (1825). Hassk.: Cat. hort. Bogor, p. 93 (1841). Miquel: Prol. Fl. Jap. (1847). A. Gray in Perr. Exp. p. 318 (1856). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 614, no. 25 (1857) et in Linnaea XXX, p. 380 (1860) et in Linnaea XXXII, p. 302 (1863). Maximowicz: Mél. biol. VII, p. 559 (1870). Franchet et Savatier: Enum. Pl. Jap. I, p. 409 (1875). Blackwell: Index Florae sinensis in Journ. of the Linn. soc. no. 177 (1894).

Syn.: *E. sinensis* Koehne: Dendrologie, p. 428 (1893). *E. glabra* Dippel: Dendrologie (1893). *E. divaricata* Thbg. in Herb. Royeni. *E. reflexa* Morr. et Decaisne in Bull. Acad. Brux. III, p. 171 (1836). *E. Simoni* Carrière in Rev. hort. p. 100 (1869). *E. glabro-pungens* Maximowicz: Mél. biol. v. VII, p. 561 (1870).

Frutex, 2—3 m, saepe spinescens, spinis acutissimis, 2—5 cm longis; ramis ferrugineis, rugosis, rigidis, rarius flexibilibus et reflexis, sub angulo 90° divergentibus.

Folia perennia, valde coriacea, rigida, crassa, elliptica, utrinque obtusa vel elliptica, acuminata vel ovato-rotundata, supra juventute squamis argenteis notata, tardius glabra et punctis impressa, reti vasculari valde prominente in siccis, subtus argentea, haud tomentosa, vel tomentosa vel ferruginea; petiolus semi-cylindricus vel sensim canaliculatus, crassus, rugosus, 7—15 mm longus; lamina, 50—140 mm longa, 20—35 mm lata.

Flores solitarii, nutantes, 2—10 in ramulis brevibus autumno evoluti, in axilla bractearum angustarum, crassarum, fusco-ferruginearum; limbus perigonii tubulosus, subquadrangulatus, externe luteo argenteus vel argenteus, passim cum punctis rufescentibus, intus glaber; pars integra, 5—7 mm; lobi triangulares, acuti, 2,5—3 mm; stylus glaber, apice recurvatus, antheras superans; antherae ellipsoideae, subsessiles; discus haud prominens; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 2—3 mm longus; pedicellus, 2—3 mm.

Fructus ellipsoideus, maturus ruber, magnitudine parvi cerasi, squamis ferrugineis vel argenteis obductus; nucleus chartaceus, octocostatus; pedunculus, 5 mm; drupa, 12—14 mm longa, 8—10 mm lata.

Hab. Japonia, China.

a) Pagina inferior foliorum albissima, haud tomentosa; fructus squamis ferrugineis indutus. ssp. *Simoni* (Carr.) Servettaz.

b) Pagina inferior foliorum alba et tomentosa; fructus squamis argenteis indutus. ssp. *alba* Servettaz.

c) Pagina inferior foliorum plus minus ferruginea; fructus ferrugineus (1).

d) Stirps praecedentibus formis dissimilis, media inter *E. pungentem* et *E. macrophyllam*, an hybrida vel mutationis forma × (?). *E. submacrophylla* Servettaz.

1. { Foliis apice acutis, subtus punctis ferrugineis multis dispersis praeditis, margine haud crispato; petiolo parum canaliculato, lateraliter anguloso; frutice haud vel minime spinoso (2).
Foliis apice obtusis, subtus paululum ferrugineis, margine valde crispato; petiolo crasso, semi cylindrico; frutice saepe valde spinescente. ssp. *eu-pungens* Servettaz. }

2. Ramis autumno reflexis; limbus perigonii basi valde sejunctus a tubo perigonii. ssp. *reflexa* (Morr. et Dcne.) Servettaz.
Ramis haud reflexis; limbus perigonii basi valde attenuatus et parum a tubo perigonii sejunctus.
ssp. *subpungens* Servettaz (Syn.: *E. glabro* × *pungens* Max. in loc. cit.).

E. pungens ssp. **eu-pungens** Servettaz, comb. nov.

Thunberg: Flora Japonica, p. 68 (1784).

Syn.: *E. sinensis* Koehne: Dendrologie, p. 428 (1893). *E. glabra* Dippel: Dendr. (1893). *E. divaricata* Thbg. ex Royen in H. L. B.

1. Foliis valde rotundatis. *β rotundifolia* Servettaz.
Foliis ellipticis (2).
2. Foliis haud luteo variegatis. *α typica* Servettaz.
Foliis luteo variegatis (3).
3. In margine variegatis. *γ aurea* Hort. Servettaz.
In medio limbo variegatis; foliis parvis, varietate parum spinosa.
δ Frederici variegata Hort. (Ils.) Servettaz.

E. pungens ssp. *eu-pungens α* **typica** Servettaz.

Arbuste buissonnant (1,50—2 m); rameaux cylindriques, couverts d'écailles ferrugineuses pendant les premières années, puis noirâtres et plus ou moins glabres quand ils sont âgés, rugueux, rigides, insérés à angle droit et s'allongeant peu, souvent spinescents; épines très aiguës, aphylles, longues de 1 à 5 cm.

Feuilles étalées, horizontales, coriaces, très rigides, épaisses, ovales ou ovales-elliptiques, obtuses au deux extrémités, à marge crispée et portant de petites échancrures; le dessus verdâtre, tantôt parfaitement plan, tantôt bosselé entre les nervures, couvert de grandes écailles nacrées quand la feuille est jeune (automne), puis glabre quand elle est adulte (été); le dessous argenté, parsemé d'un nombre variable de grandes écailles ferrugineuses; 5—6 nervures primaires insérées sous un angle de 50 à 60°, peu distinctes quand la feuille est encore verte, mais proéminentes à la face supérieure ainsi que le réseau vasculaire lorsque la feuille est sèche; pétiole massif, demi-cylindrique, rugueux, noirâtre, le plus souvent long de 5 à 10 mm, mais pouvant avoir de 10 à 15 mm.

Fleurs pendantes, solitaires, naissant de septembre à février sur des rameaux très courts, au nombre de 2—5 à l'aisselle de grosses bractées caduques, recourbées, ayant la forme d'une griffe; limbe du périgone d'un blanc jaunâtre avec quelques points ferrugineux, tubuleux, subquadrangulaire, légèrement dilaté vers l'orifice, long. de la partie entière, 6—7 mm; lobes triangulaires, allongés, aigus à la pointe, portant quelques poils sur leur face interne, long. 3 mm; style filiforme, flexueux, recourbé à la pointe, atteignant le niveau supérieur des anthères, stigmatique sur un quart de sa longueur; anthères ovales-elliptiques, subsessiles, fixées au-dessus du milieu de leur longueur par un filet extrêmement court; disque recouvrant la base du limbe du périgone à l'intérieur;

tube du périgone ellipsoïde, très ferrugineux ainsi que le pédicelle, long. 2,5—3 mm; pédicelle, 3 mm.

Fruit (induvie) ellipsoïde, de couleur rubis quand il est mûr et coiffé des restes de la fleur desséchée, portant quelques écailles ferrugineuses, surtout au voisinage des deux pôles, de saveur sucrée et acidulée; noyau parcheminé, ellipsoïde, subcylindrique, présentant 8 côtes étroites légèrement saillantes à l'extérieur, garni d'un épais feutrage de poils à l'intérieur; longueur de la drupe, 12—14 mm, du pédoncule, 5—6 mm.

Hab. Japon. Chine sept. In sylvulis mountains ditionis Sonogi Kori, Ins. Kiu-Siu (no. 11 et 14 in H. L. B.). Nagasaki (no. 7 et 9 in H. L. B.). In regione sylvosis prope pagum Timi ad sinum Sima Baru. Ins. Kiu-Siu (no. 12—18 in H. L. B.). Okoyama (no. 11 450 in H. B.). Ile de Twojuna (no. 15 719 Faurie in H. B.). Iroshima (no. 11 582 Faurie in H. B.). Kobé (no. 138 H. le Jobis in H. B.). Kioto (no. 7225 Warburg sub no. 122, 125, 126 in H. b. B.). Formose (no. 9298 Warburg sub no. 121 in H. b. B.). Shinako bei Tokio (no. 111 in H. b. B.).

E. pungens ssp. *eu-pungens* *β* **rotundifolia** Servettaz, var. nov.

Rameaux non spinescents et très rugueux.

Feuilles ovales arrondies, presque circulaires, glabres à la face supérieure, roussâtres avec de gros points ferrugineux au verso; 3—4 nervures primaires peu apparentes sur les deux faces, disparaissant à la face inférieure sous un épais revêtement pileux; pétiole demi-cylindrique, noirâtre, long de 4 à 8 mm; limbe, long. 40—45 mm, larg. 24—27 mm.

Fleurs peu différentes de celles de la variété *α typica*, cependant le limbe du périgone est un peu plus ferrugineux et plus dilaté au-dessous des lobes.

Hab. Japon ex no. 10 in H. L. B., leg. Oldham.

E. pungens ssp. *eu-pungens* *γ* **aurea** Servettaz, var. nov.

Syn.: var. *tricolor* Hort.; var. *variegata* Hort.

Rameaux peu spinescents.

Feuilles ovales-elliptiques, obtuses aux deux extrémités, très rigides, panachées le long de la marge, le milieu de la feuille demeurant verdâtre.

Fleurs peu nombreuses, à limbe très large, prismatique, quadrangulaire, non atténué à la base comme dans la variété *α typica* et ne fructifiant pas. C'est donc par des boutures que l'on multiplie cette plante d'un assez bel effet ornemental.

Hab. Cultivé. Au Jardin anglais à Genève et dans différents arboretums.

E. pungens ssp. *eu-pungens* *δ* **Frederici variegata** (Ils.) Serv.

Syn.: *E. Frederici variegata* Chr. Ilsemann: Interessante Gehölze des Arbor. zu Ung.-Altenburg. Neubert's Deutsch. Garten-Magazin.

Rameaux spinescents.

Feuilles ovales-elliptiques, d'une longueur de 3 à 4 cm seulement, panachées dans le milieu par une ou deux bandes longitudinales jaunâtres; pétiole de 5 à 6 mm.

Fleurs de la même forme que celles de *E. pungens* ssp. *eupungens* c'est-à-dire tubuleuses et atténuées à la base.

Hab. Cultivé. Un arbuste dans l'Arboretum de Mr. Thibaut à Chêne Bourg (Suisse).

E. pungens ssp. **Simoni** (Carr.) Servettaz.

Syn.: *E. Simoni* Carrière: Rev. hort., p. 100 (1869).

Arbrisseau très rameux, non épineux; rameaux d'un gris roussâtre, pulvérulents.

Feuilles membraneuses, elliptiques, acuminées à la pointe, arrondies à la base, d'abord redressées sur les jeunes rameaux à l'automne, puis étalées et enfin inclinées vers le sol, persistantes, d'une durée de 2 à 3 ans, à marge presque entière, ne présentant que quelques légères échancrures et fortement ondulée par 2 ou 3 gros plis; la pointe de la feuille infléchie et un peu enroulée sur le côté; le dessus d'un vert gai, souvent bosselé par quelques voussures limitées par les nervures primaires; le dessous d'un blanc argenté très vif, sans poils ferrugineux; 6—7 nervures primaires, curvilignes, recourbées vers la pointe de la feuille, se réunissant à la nervure médiane sous un angle très aigu, marquées sur la feuille vivante par un trait clair à la face supérieure et indistinctes à la face inférieure, légèrement saillantes sur les deux faces quand la feuille est sèche; pétiole de 1 cm environ, court, demi-cylindrique, massif, rugueux, parfois strié transversalement; longueur du limbe, 50—110 mm; larg. 20—30 mm.

Fleurs très blanches, pendantes, à odeur pénétrante, solitaires à l'aisselle de bractées caduques, naissant de septembre à février sur des ramules très courts se développant vers la fin de l'été; limbe du périgone tubuleux, subquadrangulaire, atténué à la base, de couleur blanche, long. 5—6 mm; lobes triangulaires, aigus, très étalés, se repliant vers l'intérieur après l'anthèse, glabres sur la face interne, long. 2—3 mm; style filiforme, glabre, recourbé en crosse à son extrémité laquelle atteint, mais sans le dépasser, le niveau supérieur des anthères, stigmatique sur un tiers de sa longueur; anthères glabres, ellipsoïdes, portées par un filet très court inséré au-dessus du milieu de leur longueur; disque diffus épaississant la base du limbe du périgone et marqué sur les bords de la coupe par un léger gradin; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux, portant quelques poils étoilés à l'intérieur du canal, long. 2—3 mm; pédicelle très ferrugineux, 3—4 mm.

Fruits (induvie) nombreux, rouges, ellipsoïdes, de la grosseur d'une petite cerise, revêtus çà et là de quelques écailles ferrugineuses, de saveur acidulée, agréable, mûrissant fin juin, long. 10—13 mm; noyau parcheminé, parcouru par 8 côtes étroites

peu saillantes garni de nombreux poils filamenteux à l'intérieur; pédicelle ferrugineux, 4—5 mm.

Hab. Plante originaire de Chine d'où elle a été introduite dans l'Arboretum de Simon-Louis frères, à Plantières près Metz et de là dans de nombreux Jardins botaniques: Jardin du Muséum de Paris (1862); Jardin bot. de Genève, etc.

E. pungens ssp. **alba** Servettaz, ssp. nov.

Syn.: *E. crispa* Thunberg: Flora Japonica, p. 66 (1784).

Afin d'éviter des répétitions inutiles, nous nous bornerons à signaler les caractères qui distinguent cette espèce de l'*E. pungens* ssp. *eu-pungens*. Rameaux inermes, de couleur cendrée.

Feuilles de grandes dimensions, elliptiques, oblongues, obtuses aux deux extrémités, à marge faiblement crispée, d'un blanc tomenteux, velouté, non ferrugineux à la face inférieure; 8—10 nervures primaires, non curvilignes, insérées sous un angle de 60 à 80^{0}; pétiole, 6—7 mm; limbe, long. 70—120 mm; larg. 30—35 mm.

Fleurs tubuleuses subcampanulées, à lobes très aigus.

Fruits d'abord roussâtres, puis argentés.

Hab. Japon. D'après le spécimen ,,*E. pungens*, var. Nagasaki, leg. Oldham" sous les no. 64 in H. L. B., 113 et 119 in H. b. B.

Rem. C'est à cette espèce que nous semble se rapporter avec le plus de probabilité l'*E. crispa* Thbg., espèce dont on a fait tantôt un *E. multiflora* Thbg. (Parry: Bot. jap. p. 405), tantôt un *E. umbellata* Thbg. (no. 24 et 56 in H. L. B.). Si l'on néglige une légère différence dans les dimensions des feuilles et du limbe, la diagnose de l'*E. crispa* Thbg. s'applique d'une façon parfaite à *E. pungens* ssp. *alba*, tandis que les autres espèces précitées n'ont de commun avec l'*E. crispa* que la crispation de la marge des feuilles.

E. *pungens* ssp. **reflexa** (Morr. et Decne.) Servettaz, comb. nov.

Syn.: *E. reflexa* Morren et Decaisne: Bull. Acad. Brux. III (1836).

Arbrisseau très ramifié, de 2 à 3 m de hauteur, à rameaux d'abord subanguleux puis subcylindriques, diffus, étalés, subhorizontaux, légèrement réfléchis vers l'extrémité, ferrugineux pendant la première année, puis d'un gris cendré, rarement spinescents; épines aphylles à pointe mousse.

Feuilles coriaces, ovales-lancéolées, subaiguës ou acuminées, très planes, légèrement subrévolutées à la marge, à pointe très réfléchie, le limbe incliné vers le sol et faisant avec le pétiole un angle voisin de 100^{0}; le dessus, d'un vert gai ,,in vivo", de couleur jaune cuir ,,in sicco", très lisse et luisant dans la feuille adulte, mais couvert de grosses écailles nacrées et ferrugineuses chez les jeunes feuilles; le dessous, d'un ferrugineux roussâtre avec quelques gros poils ferrugineux très distincts; 5—6 nervures primaires proéminentes et marquées par des lignes de poils rougeâtres à

la face inférieure, non saillantes sur le recto, insérées à 45° et ordinairement séparées les unes des autres par une nerville assez nette; pétiole demi cylindrique, légèrement canaliculé, 8—10 mm; limbe, long. 45—110 mm; larg. 18—40 mm. Dimensions de quelques feuilles: 7 . 70 . 22 — 8 . 112 . 42 — 6 . 42 . 17 — 5 . 66 . 26.

Fleurs pendantes, beaucoup moins nombreuses que dans ssp. *eu-pungens*, solitaires, au nombre de 3—6 à l'aisselle des jeunes feuilles sur de courts ramules se développant de septembre à février; limbe du périgone tubuleux, subcylindrique, atténué à la base, d'un blanc jaunâtre; lobes triangulaires, ovales, courts, obtus, s'étalant peu, presque glabres sur leur face interne; style glabre, cylindrique, flexueux, filiforme, stigmatique sur un tiers de sa longueur, recourbé en crosse à son extrémité supérieure, laquelle atteint le niveau des anthères; anthères elliptiques, ovales, d'une longueur égale aux deux tiers de celle des lobes, supportées en leur milieu par un filet très court; disque épaississant la base du limbe du périgone et s'élevant légèrement le long des parois où il dessine un gradin.

Fruit (induvie) ellipsoïde, rouge, de même forme que celui de ssp. *eu-pungens*. Cet arbrisseau avec ses rameaux retombants, ses nombreuses fleurs pendantes d'une odeur suave est d'un aspect charmant. Il se plaît à l'ombre dans la terre de bruyère, le long des murs exposés au nord et sous les bosquets ombragés. Il se multiplie facilement par boutures, marcottes, et rejetons, mais il nous paraît beaucoup moins vigoureux et résistant que l'*E. pungens* ssp. *eu-pungens*, surtout dans les terrains calcaires.

Hab. Chine (no. 127, 128, 129 in H. b. B.). Cultivé au Parc de la Tête d'Or à Lyon, au Jardin botanique de Montpellier, dans l'Arboretum de M. de Vilmorin à Les Barres, etc.

Rem. I. Nous avons trouvé dans l'Herbier Delessert: 1° une superbe gravure en couleur de cette espèce représentée en grandeur naturelle. Ce dessin est suivi d'une description signée Ch. L. et de laquelle nous extrayons le renseignement suivant: „L'*E. reflexa* faisait partie de la riche importation de plantes dont le monde horticole et savant est redevable à Mr. Siebold et c'est à notre docte collaborateur Mr. Decaisne que l'on en doit la détermination"; 2° un spécimen provenant du Jardin du Muséum de Paris et paraissant déterminé par Decaisne lui même.

II. Comme nous l'avons déjà indiqué, il y a lieu d'écarter la synonymie, *E. umbellata* Thbg. = *E. reflexa* Decne.; ainsi qu'on peut s'en convaincre par une simple lecture de la diagnose de l'espèce de Decaisne: „E. foliis oblongis, acuminatis, supra laete viridibus, subtus lepidoto-ferrugineis, coriaceis, floribus, 5—6, axillaribus; racemosis reflexis; perigonii lobis, apice parum inflexis introrsum glaberrimis albis; staminibus fauci insertis erectis". 2° Koehne, dans Dendrologie, loc. cit., nous paraît avoir confondu avec l'*E. reflexa* Decne., l'*E. ferruginea* Rich. et l'*E. glabra* Thbg., soit dans les descriptions, soit dans les dessins qu'il donne de ces espèces (voir fig. 114 et 115).

E. pungens Thbg. ssp.? **subpungens** Servettaz.

Syn.: *El. glabro-pungens* Maximowicz: Mél. Biol. vol. VII, p. 561 (1870). Franchet et Savatier: Enum. plant. (1879).

Arbuste; rameaux ferrugineux, non spinescents, insérés sous un angle de 45—90°.

Feuilles coriaces, ovales-elliptiques, arrondies à la base, acuminées à la pointe, à marge légèrement crispée; la face supérieure des feuilles adultes glabre, avec un réseau saillant de nervures quand elles sont sèches; le dessous ferrugineux avec des points brunâtres distincts; 6—7 nervures primaires marquées à la face inférieure par des lignes de poils rougeâtres, séparées les unes des autres par 1 nerville s'avançant parfois jusqu'à l'arcade marginale; pétiole à bords tranchants, canaliculé, 5—7 mm; limbe, long. 40—55 mm; larg. 15—22 mm.

Fleurs tubuleuses, solitaires, portées par des rameaux courts se développant à l'automne; limbe du périgone subcylindrique, atténué vers la base, long. de la partie entière, 6 mm; lobes triangulaires, courts, revêtus de nombreux poils étoilés sur la face interne, long. 2,5 mm; style filiforme, recourbé en crosse à son extrémité laquelle dépasse les anthères, stigmatique sur un quart de sa longueur et portant quelques poils étoilés; anthères ovales-elliptiques, supportées en leur milieu par un filet s'élargissant à la base et de longueur sensiblement égale à la moitié de celle de l'anthère; disque épais, marqué par un gradin très prononcé à l'intérieur et à la base du limbe du périgone; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux, long. 2 mm; pédicelle, 3 mm.

Hab. Japon. Ile Kiou Siou, près Nagasaki (Maximowicz in H. M. P.).

Rem. Maximowicz n'a observé qu'une seule plante de cette forme et la considère comme le résultat de l'hybridation de l'*E. pungens* Thbg. et de l'*E. glabra*. A notre avis, la parenté de cette plante avec *E. glabra* est douteuse et elle nous paraît très voisine de l'*E. reflexa* Decne. dont elle n'est peut-être qu'une variété.

E. submacrophylla? Servettaz.[1])

Frutex? ramis ferrugineis, cinereis, teretibus, rigidis, rugosis, haud sarmentosis, passim spinescentibus; spinis parvis, acutis, 0,5—1 cm.

Folia perennia, crassa, subcoriacea, magna, ovato-elliptica, utrinque obtusa vel acuta, margine subrevoluto, subundulato, supra virido-lutescentia, in sicco, glabra, nitida, retibus vasculari haud prominente, juventute squamis argenteis tecta, subtus argentea;

---

[1]) Nous avons observé dans l'Herbier du Muséum de Leyde plusieurs spécimens d'une plante dont les caractères sont intermédiaires entre ceux de l'*E. macrophylla* Thbg. et de l'*E. pungens* Thbg. Ces deux espèces croissant dans la même région, il s'agit vraisemblablement d'une forme hybride que nous décrivons sous le nom d'*E. submacrophylla,* mais il est aussi possible que nous ayons une forme de mutation.

nervi primarii, 7—8, subincurvati; petiolus ferrugineus, canaliculatus, 10 mm; limbus, 85—115 mm longus, 40—58 mm latus.

Flores solitarii, 1—5 in ramulis brevissimis, patentes vel nutantes, argentei squamis ferrugineis nonnullis conspersi; limbus perigonii breviter campanulatus, infra lobos dilatatus similis *E. macrophyllae* Thbg.; lobi triangulares acuti, intus stellato-pilosi, parte integra limbus perigonii subaequilongae; stylus filiformis, pilis stellatis nonnullis antheras superans, apice incurvatus; antherae subsessiles fauci affixae; discus glaber, in fundo limbi perigonii incrassulatus; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 4 mm; pedicellus, 3—4 mm; limbus perigonii (pars integra), 5—5,5 mm lg.; lobi, 4—4,5 mm.

Fructus ferrugineus, ellipsoideus, elongatus, 17—18 mm longus, 6—7 mm latus; pedicellus, 5 mm lg.; nucleus membranaceus, octocostatus, angustus.

Hab. Japon. Ins. Kiu-Siu ex no. 384, 385 (Buerger) in H. L. B. „Fou Gumi. In promontorio Nomo-saki".

Rem. En résumé, nous voyons que l'*Elaeagnus submacrophylla* Serv. se rapproche de l'*E. pungens* Thbg. par son port, sa spinescence, par certains caractères de ses feuilles: brièveté du pétiole, crispation de la marge; mais il s'en éloigne en se rapprochant de l'*E. macrophylla* Thbg. par la forme courtement campanulée de ses fleurs, par la présence de quelques poils sur le style, par ses feuilles qui sont très grandes, lisses à la face supérieure et sans réseau vasculaire saillant quand elles sont sèches.

Elaeagnus Maximowiczii Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 387 (1908).

Frutex? ramis inermibus, pallide luteis vel primo cinereis postea glabris, fuscis, subangulo 90° divergentibus, imo recurvatis, haud sarmentosis.

Folia perennia, coriacea, elliptica, apice elongata, basi subrotundata, margine regulari, integro, leviter reflexo, supra lutea, rubescentia, in sicco, cum rete vasculari leviter prominente, juventute squamis albis tecta, vetera glabra, subtus pallide lutea, sordida, haud argentea et nitentia; nervi primarii recti, 5—6, subangulo 60° nascentes, ad marginem arcuate conjunctis; nervi brevissimi, 3—4, inter duos nervos primarios; petiolus angustus, canaliculatus, 7—11 mm longus; limbus, 50—100 mm longus, 22—26 mm latus.

Flores solitarii, nutantes, 2—4 in ramulis brevibus, in axilla bractearum caducarum; limbus perigonii pallido-luteus, quadrangulatus, a tubo perigonii distinctissimus, haud infra lobos constrictus; lobi triangulares, subobtusi, intus valde pubescentes; stylus flexuosus, cylindricus, apice leviter reflexus, antheras haud superans, squamis rotundatis dense tectus; stigma brevissimum; antherae ellipsoideae, filamento brevissimo media parte affixae,

$^2/_3$ loborum aequantes; discus haud prominens; tubus perigonii subcylindricus, rufescens, intus dense pubescens, 2—3 mm longus; pedicellus tenuis, rufescens, 5 mm; lobi, 2 mm; limbus perigonii 4 mm.

Fructu ignoto.

Hab. East Bengal. Ex no. 4835 Griffith in H. M. P. et in H. L. B.

Elaeagnus lanceolata Warburg.

L. Diels: Die Flora von Central-China in Engl. Bot. Jahrb. XXIX, p. 483 (1900).

Frutex, saepe spinescens; ramis teretibus, ferrugineis vel pallide luteis, haud sarmentosis et recurvatis.

Folia perennia, subcoriacea, pergamacea, lanceolata, acuminata, basi rotundata vel valde attenuata, supra glabra, saepe impresse punctata lutea, lorei colorata in sicco, subtus aureo-argentea lepidota vel pallide ferruginea; veni primarii, 12—16, obliqui; petiolus sulcatus, 7—15 mm lg.; limbus 36—130 mm longus, 6—38 mm latus (mensuris valde mutabilibus secundum stirpes).

Flores solitarii, nutantes in ramulis brevissimis; limbus perigonii argenteus vel pallide luteus, tubulosus, basi cylindricus paulum attenuatus, subincrassatus supra tubum perigonii in fauces angustas ac longas constrictus; lobi late triangulares, obtusi, intus subpubescentes; stylus filiformis, pubescens, apice circinatus, antheras superans; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 2—4 mm; pedicellus filiformis, 2—8 mm; limbus perigonii, 5,5—6,5 mm; lobi 2,5—4 mm lg.

Fructus ellipsoideus, fulvescens, utrinque attenuatus, 12—13 mm lg.; pedunculus, 2—8 mm lg.

Hab. Central-China: Hupeh, Nantchuan.

1. { Ramis pallide luteis vel cinereis; floribus pallide luteis, breviter pedicellatis; pedicello, 2—3 mm; tubo perigonii intus non pubescente (2).
   Ramis ferrugineis; floribus ferrugineis, longe pedicellatis; pedicello, 8—10 mm; tubo perigonii intus pubescente; foliis magnis, 3—4 cm latis, subtus multis punctis ferrugineis dispersis praeditis. ssp. *grandifolia* Servettaz.

2. { Foliis brevibus ellipticis, lanceolatis, acuminatis, basi subrotundatis. ssp. *eu-lanceolata* Servettaz.
   Foliis elongatis, lanceolatis, angustissimis. ssp. *stricta* Servettaz.

E. lanceolata ssp. **eu-lanceolata** Servettaz, ssp. nov.

Arbrisseau, parfois épineux; jeunes rameaux roussâtres, perdant leurs poils dès la 2ème année et devenant ensuite noirâtres.

Feuilles persistantes, coriaces, elliptiques, arrondies à la base, acuminées à la pointe (forme de la flamme d'une bougie), à marge lisse, non crispée comme chez *E. pungens*; la face supérieure lisse, luisante, d'une couleur jaune cuir quand la feuille est sèche et sans réseau de nervures saillant; la face inférieure argentée, grisâtre; 4—6 nervures primaires presque imperceptibles sur les deux faces;

pétiole profondément canaliculé, grisâtre, rugueux, 7—9 mm; limbe, long. 35—75 mm, larg. 8—21 mm.

Fleurs pendantes, solitaires, à l'aisselle de courtes bractées promptement caduques, naissant à l'automne au nombre de 3—6 par ramule; les ramules florifères souvent plus courts que le pétiole de la feuille axillaire; limbe du périgone tubuleux, subcylindrique, subcampanulé, d'un jaune pâle, séparé du tube du périgone par un col long et étroit (ce dernier caractère est un des plus distinctifs de l'*E. lanceolata* Warb.); long. de la partie entière, 6 mm; lobes triangulaires, presque glabres à l'intérieur, long. 2,5 mm; style filiforme légèrement recourbé à son extrémité, dépassant les anthères, plus ou moins pubescent, ne portant, en certains cas, que de petits poils étoilés visibles à la loupe seulement; anthères ellipsoïdes, subsessiles, fixées en leur milieu, d'une longueur égale aux deux tiers de celle des lobes; disque épais remontant le long des parois du limbe du périgone dont la base se trouve épaissie; tube du périgone ellipsoïde, fusiforme, long. 3 mm; col reliant le tube du périgone au limbe, 1,5 mm; pédicelle ferrugineux, 3 mm;

Fruit (induvie) ellipsoïde, atténué aux deux extrémités, revêtu de poils argentés et de poils roussâtres, long. 13—18 mm; pédicelle, long. 5—6 mm.

Hab. Chine: Patung district. Ichang (no. 3497 Henry in H. B., in H. M. P. et in H. b. B.; no. 5157 Henry in H. b. B. sub no. 105). Shensi sept. Berge in Kia po Lao y san (Giraldi, no. 106 in H. b. B.). Shensi sept. Miao uan-sah bei Pao-hi-su (no. 352 Giraldi sub no. 102 in H. b. B.). Hupeh (no. 304 et 2786 Wilson, in H. b. B. sub no. 108 et 109). Prov. Sze Ch'uan: Nantch'uan (no. 2004 et 2005 Rosthorn sub no. 101, 102 in H. b. B.).

E. lanceolata ssp. **stricta** Servettaz, ssp. nov.

Rameaux inermes, d'un roux léger.

Feuilles très allongées et très étroites, doublement aiguës, peu coriaces, à réseau de nervures saillant (in sicco); 10—12 nervures primaires; limbe, long. 70—90 mm; larg. 15—17 mm; pétiole, 6—8 mm.

Fleurs courtement pédicellées; style le plus souvent glabre; disque moins épais que dans ssp. *eu-lanceolata*; le reste de la fleur de même forme que dans cette sous-espèce; lobes, 2—2,5 mm; limbe du périgone, partie entière, long. 5—6 mm; tube du périgone et col, 3 mm; pédicelle, 2—3 mm.

Hab. Chine. Hupeh (no. 7424 Henry in H. M. P.; no. 169 Farges in H. B.).

E. lanceolata ssp. **grandifolia** Servettaz, ssp. nov.

Rameaux ferrugineux, inermes ou présentant quelques épines aphylles à pointe mousse.

Feuilles coriaces, de grandes dimensions, elliptiques, lancéolées, acuminées, plus ou moins atténuées à la base; à marge régulière, légèrement révolutée; la face supérieure d'un jaune cuir (feuilles sèches) avec un réseau de nervures légèrement saillant, la face

inférieure ponctuée de nombreux points très ferrugineux se détachant nettement sur un fond plus clair et plus nombreux sur les nervures que sur le reste du limbe; 8—9 nervures primaires, très peu proéminentes sur les 2 faces (in sicco), curvilignes, se raccordant sous un angle très aigu à la nervure médiane, réunies en arcades à 2 mm de la marge; parfois une nerville entre 2 nervures primaires; pétiole canaliculé, brunâtre, 10—15 mm; limbe, long. 100—130 mm; larg. 35—38 mm.

Fleurs peu nombreuses, inclinées, ferrugineuses; limbe du périgone tubuleux, un peu dilaté au-dessous des lobes, long. des la partie entière, 6—7 mm; lobes triangulaires, aigus, presque glabres à l'intérieur; long. 3—4 mm; style enroulé à son extrémité, faisant un tour complet, dépassant les anthères et abondamment recouvert de poils étoilés jusqu'au stigmate; anthères ellipsoïdes, subsessiles; disque remontant peu le long de parois du limbe du périgone; tube du périgone ellipsoïde, ferrugineux, réuni par un col étroit à la partie dilatée du limbe du périgone, tapissé de poils à l'intérieur, long. 3—4 mm; pédicelle, 6—8 mm.

Hab. Chine: Sze Ch'uan: Nantch'uan. Ex no. 1103, 1104 Rosthorn in H. b. B. sub no. 103, 104.

Elaeagnus viridis Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. de l'Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 388 (1908).

Frutex, facies *E. umbellatae,* spinescens, spinis brevibus, tenuibus et acutis, 1—2 cm; ramis erectis, teretibus, primo anno, dense ferrugineis, postea nudis et fuscis.

Folia perennia, papyracea, membranacea, parva, ovalia, elliptica, utrinque obtusa vel acuminata; margine regulari, integro, subcrispato, supra fusco viridia, semper squamis argenteis nonnullis conspersa, subtus argentea squamis rufescentibus nonnullis; nervi primarii, 6—7, leviter utrinque prominentes, sub angulo 45° nascentes; petiolus ferrugineus, canaliculatus, 5—6 mm lg.; limbus, 20—50 mm longus, 12—16 mm latus.

Floribus solitariis, nutantibus, autumno nascentibus, paucis, 1—2 in ramulis brevissimis; limbus perigonii quadrangularis, prismatiformis, ferrugineus, basi a tubo perigonii valde distinctus; lobi late triangulares, breves, obtusi, intus pilis nonnullis conspicue stellatis praediti; stylus filiformis, rectilinearis, cylindricus, apice leviter incurvatus, partem superiorem antherae attingens, squamis nonnullis basi conspersus; antherae ovoideae, sessiles; discus crassus; tubus perigonii ovoideus, ferrugineus, 2 mm; pedicellus ferrugineus, brevis, 2 mm; lobi, 2,5 mm; limbus perigonii, pars integra, 5 mm.

Fructus globulosus, basi subattenuatus, dense ferrugineus, *E. glabrae* fructu similis; nucleus membranaceus, octocostatus, costis leviter prominentibus, ovoideus, basi attenuatus; pedunculus tenuis, ferrugineus, 3 mm; drupa, 8 mm longa.

Hab. China. Ichang, prov. Hupeh (no. 1105 Henry in H. M. P.; no. 2953 Henry, sub no. 123—188 in H. b. B.).

Rem. Les feuilles de cette espèce ressemblent beaucoup à celles de l'*E. Bockii* Diels, mais les fleurs de l'*E. Bockii* Diels sont subcampanulées, subconiques, tandis que celles de l'*E. viridis* sont tubuleuses et nettement quadrangulaires. L'*E. viridis* est aussi très voisin de l'*E. lanceolata* auquel il est peut-être relié par des formes intermédiaires car l'*E. lanceolata* est très polymorphe.

Elaeagnus Bockii Diels.

L. Diels: Die Flora von Central-China in Engl. Jahrb. XXIX, p. 482 (1900).

Frutex, spinescens, spinis brevibus, 0,5—1 cm; ramuli novelli ferruginei, postea celeriter nudi, cinerei, tenues, elongati subangulo 45° nascentes.

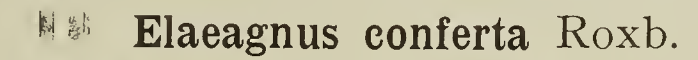
Folia perennia, papyracea, lanceolata, angusta, utrinque acuta; supra opaca saturate viridia, subtus argenteo-lepidota, pilis nonnullis ferrugineis conspersa; nervi primarii, 5—6, laterales, adscendentes, supra tenuiter prominuli, subtus inconspicui; petiolus brevis, canaliculatus, ferrugineus, 4—6 mm longus; limbus 40—70 mm longus, 8—14 mm latus.

Flores solitarii, argentei, 3—6 in ramulis brevissimis ex axilla bractearum caducarum ortis; limbus perigonii tubulosus, infra lobos valde dilatatus et ad basim versus attenuatus; lobi triangulares, valde acuti, intus pubescentes; stylus flexuosus, apice leviter reflexus, partem superiorem antherarum attingens, pilis multis stellatis prorsum tectus; stigma brevissimum; antherae ellipsoideae; filamento tenui, ad mediam partem antherae insidentes longitudine $^2/_3$ loborum; discus subnullus, haud prominens; tubus perigonii conicus, ferrugineus, intus glaber; pedicellus ferrugineus, brevis, 2—3 mm lg.; lobi, 2,5—3 mm longi; limbus perigonii, parte integra, 6—7 mm.

Fructus ignotus.

Hab. Central-China. Prov. Sze Ch'uan; Nanch'uan. Ex no. 3144 Rosthorn in H. b. B. sub no. 97.

Rem. 1° Cette espèce par la forme de ses feuilles en lancettes rappelle l'*E. lanceolata* Warb. cependant elle s'en distingue par ses fleurs qui sont campanulées et très dilatées au-dessous des lobes. 2° Elle est aussi voisine de l'*E. difficilis* Serv., mais elle s'en distingue facilement par son style qui est pubescent et par la couleur de ses fleurs qui sont beaucoup moins ferrugineuses.



Elaeagnus conferta Roxb.



Fig. 12.

Elaeagnus conferta Roxb. — 1—4, 8, 13, ssp. *eu-conferta* Serv. (1, *α calcuttensis*; 2, *β septentrionalis*; 3, *γ malaccensis*; 4, *δ silhetensis*); 5, 9, 11, 14, ssp. *javanica* (Blume) Serv.; 6, ssp. *firma* Serv.; 7, 10, 12, ssp. *dendroidea* (Schlecht.) Serv.; 15, noyau de l'induvie.

Roxburgh: Flora Indica, p. 460 (1832). D. Don: Prodromus Florae Nepalensis. Schlecht.: in D. C. Prodr. XIV, p. 612, no. 11 (1857) et in Linnaea XXX, p. 367 (1860) et in Linnaea XXXII (1862).

Frutex, magnus; rami obliqui, teretes, elongati, flexuosi, lutei vel luteo-cinerei, vel ferruginei, haud spinescentes.

Folia perennia, papyracea, forma magnitudine et colores valde variabilia, elliptica, utrinque acuta vel basi plus minus rotundata, apice plus minus obtusa vel acuminata, supra glabra, viridia, subtus argentea vel ferruginea; nervi primarii, 5—12; petiolus valde canaliculatus, compressus lateribus, 1 cm aequans vel brevior; limbus, 5—18 cm longus, 3—6 cm latus.

Flores erecti, subsessiles, argentei vel ferruginei, fasciculati in ramulis brevissimis, aphyllis, parvis, in axilla bractearum linearium incurvatarum, solitariis; rami floriferi, stigmatibus specificis post casum bractearum et florum impressi; limbus perigonii quadrangularis vel subquadrangularis, infra lobos sensim constrictus; lobi ovati, acuminati cum intus squamis nonnullis, quam pars integra limbi perigonii dimidio breviores; stylus rectilinearis, valde pubescens, hirsutus, basi incrassatus, parte stigmatosa brevi, longitudinem styli $^1/_6$—$^1/_4$ aequante; stamina filamento longo quam antherae longiori; antherae longe ellipsoideae; discus haud prominens glaber vel pubescens; tubus perigonii napiformis, 1,5 mm; pedicellus brevissimus, 1 mm lg.; limbus perigonii, 6—8 mm; lobi acuti, patentes, 3 mm.

Fructus ellipsoideus, basi attenuatus, subpyriformis, 14—25 mm longus.

Hab. Nepalia, Bengalia, Birmania, Cochinchina, Ins. Java, Sumatra, Nicobar, Andamans, etc.

1. { Stylo rectilineari, apice haud incurvato, antheras haud superante, parte stigmatosa styli $^1/_6$ aequali; foliis supra glabris, haud in sicco nigrescentibus (2).
Stylo apice incurvato, antheras superante, parte stigmatosa styli $^1/_3$ aequilonga; foliis supra nonnullis squamis argenteis dispersis praeditis, in sicco nigrescentibus. ssp. *Balansae* Servettaz.

2. { Floribus cinereis, rufescentibus vel ferrugineis, lobis valde patentibus et intus pubescentibus; limbo perigonii, 7 mm haud attingente; tubo perigonii brevi, conico, ferrugineo; pedicello subnullo, ferrugineo, vix 1 mm longo; tubo perigonii pedicelloque quam limbus perigonii brevioribus; foliis subtus argenteo-albis vel rufescentibus (3).
Floribus albicantibus; lobis erectis vel suberectis, intus subglabris; limbo perigonii pellucido, longe tubuloso, 7—8 mm longo; tubo perigonii brevi, ellipsoideo, luteo; pedicello, 3 mm longo; tubo perigonii pedicelloque tam longis quam limbus; antheris supra filamentum paululum inclinatis, haud in transversalibus; foliis subtus argenteo-nitentibus. ssp. *dendroidea* (Schlecht.) Servettaz.

3. { Disco glabro; apice styli antheras haud attingente; foliis 5—8 cm longis; foliis subtus argenteis vel pallide rufescentibus. ssp. *eu-conferta* Servettaz.
Disco pubescente; stylo antheras attingente; foliis magnis, 8—16 cm longis, subtus dense ferrugineis vel argenteis (4).

4. Gemmis valde ferrugineis; foliis juvenilibus utrinque ferrugineis; foliis ovatis, ellipticis, basi subrotundatis, subtus plus minus ferrugineis; ramis floribusque ferrugineis; fructu dense ferrugineo; tubo perigonii intus piloso. ssp. *javanica* (Blume) Servettaz.
Gemmis albis vel rufescentibus; foliis juvenilibus utrinque argenteis; foliis longe oblongis, subtus argenteis; ramis floribusque argenteis vel pallide luteis; fructu argenteo; tubo perigonii intus haud piloso (5).

5. Foliis firmis, subcoriaceis, ellipticis, acuminatis, apice dissymetricis; petiolo 8—10 mm; floribus ignotis. ssp. *firma* Servettaz.
Foliis mollibus, tenuibus, ovatis, ellipticis, utrinque obtusis; petiolo, 6—7 mm; floribus cinereis rufescentibus. ssp. *mollis* Servettaz.

E. conferta ssp. **eu-conferta** Servettaz.

A. Foliis utrinque acutis, medio dilatatis, margine aequali, plano (1).
   1. Petiolo, 1 cm haud attingente; foliis distincte acuminatis, medio latissimis; floribus dense aggregatis, 15—20 ex axilla foliorum in ramis quam petiolus brevioribus. *α calcuttensis* Servettaz.
   2. Petiolus 1 cm longus vel magis; foliis subacutis sed haud apice acuminatis; maxima latitudine supra mediam partem; floribus paucis, 3—4 in singulo ramulo. *β septentrionalis* Servettaz.

B. Foliis ovatis, basi rotundatis; floribus paucis. *γ malaccensis* Servettaz.

C. Foliis ellipticis, angustis, margine undulato, crispato; floribus paucis. *δ silhetensis* Servettaz.

E. conferta ssp. *eu-conferta α* **calcuttensis** Servettaz, var. nov.

Arbuste de grande taille; rameaux cylindriques, allongés, peu rigides, non spinescents, lisses, recouverts de poils roux.

Feuilles persistantes, papyracées, elliptiques, aiguës à la base, acuminées à la pointe, dilatées dans la partie moyenne, à marge entière non crispée; la face supérieure verdâtre sans macules, d'abord recouverte de poils roussâtres, puis glabre; la face inférieure vert-argenté ou argenté-roussâtre; nervure médiane très saillante, parfois nettement ferrugineuse; marge régulière, très entière, rarement révolutée ou crispée; 4—6 nervures primaires obliques, insérées sous un angle de 45°, légèrement saillantes sur le recto, mais très proéminentes sur le verso de la feuille (in sicco); entre deux nervures primaires, 2—3 nervilles dont l'une s'avance parfois jusqu'à l'arcade marginale; pétiole roussâtre, comprimé latéralement, parfois un peu tordu, profondément canaliculé, 6—7 mm; limbe, long. 50—80 mm; larg. 30—35 mm.

Fleurs solitaires, argentées, argentées-roussâtres ou grisâtres, groupées (10—20) en glomérules subarrondis à l'aisselle des feuilles, naissant à l'automne sur des rameaux très courts, souvent plus courts que le pétiole de la feuille axillaire, pourvues de bractées curvilignes linéaires, de teinte claire, dont la pointe arrive à la base du limbe du périgone; lorsque ces ramules sont dépouillés de leurs fleurs et des bractées, les cicatrices des organes tombés leur donnent un aspect chagriné très caractéristique; limbe du

périgone subquadrangulaire, légèrement contracté au-dessous des lobes, subarrondi à la base, long. de la partie entière, 3,5—4,5 mm; lobes cordiformes, très étalés, de longueur plus petite que celle du limbe du périgone, recouverts de poils grisâtres sur la face interne, long. 1,5—2 mm; style droit, pubescent, hirsute, la pointe atteignant le niveau inférieur des anthères; stigmate très court occupant une troncature oblique de l'extrémité du style; anthères ellipsoïdes, situées au-dessus du plan déterminé par la base des lobes, portées par des filets plus longs qu'elles-mêmes, réfléchis à leur extrémité et auxquels elles semblent suspendues comme à une potence, leur grand axe placé perpendiculairement à la direction du filet; ces anthères sont agitées par les vents les plus faibles auxquels elles abandonnent leurs grains de pollen, d'un transport facile en raison de leur taille remarquablement petite; disque glabre non proéminent, épaississant la base du limbe du périgone; tube du périgone conique, napiforme, long. 1 mm; pédicelle, 1 mm.

Fruit (induvie) succulent, ellipsoïde, recouvert de poils roussâtres, allongé au voisinage du pédoncule, avec lequel il se continue sans démarcation bien nette, long. 15—25 mm.

Hab. Népaul, Bengale, Ile Maurice: Népaul (no. 4025 Wallich sub no. 151 in H. b. B.; no. 4025/c Wall. sub no. 338 in H. b. B.). Khasia, alt. 0—5000 f. (Hooker in H. Del.). Ile Maurice (*E. grandifolia*, leg. Bojer in H. D. C.). East Bengal (no. 4384 Griffith in H. M. P., in H. Kew; et no. 148, 153, 154, 173 in H. b. B.).

E. conferta ssp. *eu-conferta* β **septentrionalis** Servettaz, var. nov.

Rameaux ferrugineux.

Feuilles ovales-elliptiques, non acuminées à la pointe; pétiole robuste, non étroitement canaliculé, de plus d'un centimètre: 10—12 mm; limbe, long. 70—85 mm, larg. 38—42 mm; fleurs moins nombreuses — une dizaine au maximum par glomérule — plus ferrugineuses et un peu plus grandes que dans la variété *α calcuttensis*.

Hab. Assam. Kamrup. Ex Dr. King in H. L. B. sub no. 348.

E. conferta ssp. *eu-conferta* γ **malaccensis** Servettaz, var. nov.

Rameaux sarmenteux, brunâtres.

Feuilles ovales-elliptiques, très arrondies à la base; pétiole, 7—8 mm; limbe, long. 50—80 mm; larg. 24—34 mm.

Fleurs peu nombreuses, de même forme que celles de la variété *α calcuttensis*; noyaux des fruits à côtes très fortes, séparées par des sillons très étroits, long. 15—20 mm.

Hab. Presqu'île de Malacca. Ex no. 1312 Maingay in H. Kew; no. 343 in H. L. B.; no. 174 in H. b. B.

E. conferta ssp. *eu-conferta* δ **silhetensis** Servettaz, var. nov.

Rameaux ferrugineux, un peu rugueux, non sarmenteux.

Feuilles elliptiques, étroites, lancéolées, de texture très ferme; marge subéchancrée, un peu crispée; pétiole ferrugineux, étroit,

n'atteignant pas 1 cm: long. 7—8 mm; limbe, long. 60—80 mm; larg. 21—30 mm.

Fleurs peu nombreuses, non en glomérules arrondis, de même forme et de même grandeur que celles de la variété *α calcuttensis*.

Hab. Silhet. Ex no. 4025 β Wallich in H. D. C., in H. Del. et in H. M. P.

E. conferta Roxb. ssp. **Balansae** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herbier Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Arbuste; rameaux jaunâtres, cylindriques, flexueux, un peu sarmenteux, non spinescents.

Feuilles papyracées, persistantes, ovales-elliptiques, à base plus ou moins arrondie, aiguës à la pointe, à marge très régulière, entière, non crispée; la face supérieure noirâtre (in sicco), parsemée de grosses écailles nacrées; la face inférieure d'un éclat argenté très vif; 4—5 nervures primaires arquées vers la marge, très distinctes sur le verso; pétiole canaliculé, jaunâtre, 7—9 mm; limbe, long. 70—95 mm; larg. 38—45 mm.

Fleurs d'un blanc jaunâtre, subdressées, subsessiles, groupées en petit nombre: 3—6, à l'aisselle des feuilles sur des ramules très courts ayant l'aspect de ceux de l'*E. conferta* ssp. *eu-conferta*; limbe du périgone subquadrangulaire, légèrement contracté au-dessous des lobes, long. de la partie entière, 4 mm; lobes triangulaires, très pubescents sur la face interne et subdressés, long. 2 mm; style épaissi à la base, très pubescent, recourbé en faucille à la pointe, laquelle dépasse de beaucoup les anthères; anthères comme celles de l'*E. conferta* ssp. *eu-conferta*, c'est-à-dire suspendues et disposées en croix avec un filet très allongé; disque très pubescent, non proéminent; tube du périgone conique, d'un jaune sale, 2,5 mm; pédicelle, 1 mm.

Fruit inconnu.

Hab. Tonkin. Tu Phap, Pankenin à la base des roches calcaires (no. 3791 Balansa in H. b. B. sub no. 175; no. 1007 Balansa in H. B.).

E. conferta ssp. **dendroidea** (Schlecht.) Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Syn.: *E. arborea δ dendroidea* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857) et in Linnaea XXX, p. 362 (1860). *E. bengalensis* Spr. ex Schlecht. in Linnaea XXX, p. 349 (1860). *E. acuminata* Link: Enum. hort. Berol. III (1821).

Rameaux blanc-jaunâtre, très arrondis, flexueux, allongés, inermes, à moelle blanche.

Feuilles persistantes, papyracées, grandes, elliptiques, aiguës aux deux extrémités, un peu acuminées, la plus grande largeur au-delà de la moitié de la longueur du côté de la pointe; la face supérieure d'un vert foncé, portant quelques écailles argentées et

parfois de petites macules noirâtres; la face inférieure d'un éclat argenté très vif; marge légèrement révolutée; 4—5 nervures primaires, saillantes sur le verso; pétiole canaliculé, blanchâtre, 9—12 mm; limbe, long. 85—95 mm; larg. 32—40 mm.

Fleurs solitaires, à l'aisselle de bractées caduques et linéaires, blanches, subdressées, groupées au nombre de 3—4 sur des rameaux très courts, parfois ramifiés, et situés à l'aisselle des feuilles de l'année; limbe du périgone tubuleux, subquadrangulaire, allongé, à parois minces, transparentes, légèrement rétréci vers le haut, rappelant dans son ensemble la forme d'un obélisque; long. de la partie entière, 5,5—6 mm; lobes ovales, arrondis, avec une courte pointe prolongeant la nervure médiane, relevés et presque glabres sur la face interne, long. 2—5 mm; style subpubescent, avec quelques poils étoilés, rectiligne, la pointe ne dépassant pas le niveau inférieur des anthères; anthères allongées, portées par un long filet recourbé à son extrémité et fixé un peu au-dessus du milieu de la longueur du connectif (ces anthères ne se placent pas nettement en croix avec la direction du filet, et quand elles s'ouvrent, les bords des fentes de déhiscence prennent une couleur rougeâtre); disque diffus, légèrement bombé et glabre; tube du périgone ellipsoïde, jaunâtre, tapissé de poils à l'intérieur, long. 2,5 mm; pédicelle beaucoup plus allongé que dans les autres formes de l'*E. conferta* (3 mm).

Fruit (induvie) ellipsoïde, très atténué à la base, à pulpe peu abondante, recouvert de poils blanchâtres; long. de la drupe, 15 mm; pédoncule, 4 mm.

Hab. East Bengal. Kasya Hills. Ex no. 128 Griffith in H. L. B. sub no. 74, in H. M. P.; no. 4383 Griffith in H. B.; no. 140, 141 in H. b. B.

Rem. 1⁰ Schlechtendal a rapproché l' *E. dendroidea* (no. 128 Griffith) de l'*E. arborea* dont il a fait la sous-espèce β *dendroidea*. Or, d'après certains spécimens contenus dans l'Herbier du Muséum de Berlin et déterminés par Schlechtendal lui même, il paraît évident que cet auteur n'a pas connu exactement l'*E. arborea* Roxb. et q'uil a donné à tort ce nom à certaines formes de l'*E. kologa* pourvues de fleurs blanches. D'autres erreurs de détermination relatives à *E. latifolia* L. nous portent aussi à croire que les espèces de l'Inde étaient peu connues de ce botaniste et qu'il y a lieu de revenir sur certains points qui les concernent; ainsi l'*E. dendroidea* Schlecht. doit être rapproché de l'*E. conferta* Roxb., comme l'indiquent l'ensembfe de ses caractères et surtout la forme de ses étamines. 2⁰ On trouve dans quelques grands herbiers européens un certain nombre de spécimens non fleuris provenant d'une plante anciennement cultivée dans les Jardins botaniques de Berlin et de Paris sous le nom d'*E. acuminata* Link. La détermination exacte de cette espèce nous eût été très difficile si nous n'avions trouvé dans l'Herbier du Muséum de Leyde (no. 335) une pousse stérile de l'*E. conferta* ssp. *dendroidea* dont les caractères sont identiques à ceux des spécimens

de Link. La synonymie concernant l'*E. acuminata* est donc bien fixée et il y a lieu d'écarter la synonymie: *E. acuminata* Link = *E. arborea* Roxb. indiquée par Schlechtendal. Cf. *E. acuminata* Link sub no. 134, 135, 136, 165, 172 in H. b. B.; autres exsicc. in H. M. P.; no. 335 in H. L. B.

E. conferta ssp. **javanica** (Blume) Servettaz, comb. nov.

Servettaz : Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Syn.: *E. javanica* Blume: Bijdr. tot. de Flora, p. 638 (1825).

Foliis rotundatis, apice obtusis, subtus valde ferrugineis. *α typica* Servettaz.

Foliis elongatis, subtus pallide ferrugineis. *β pallescens* Servettaz.

E. conferta ssp. *javanica α* **typica** Servettaz.

Arbuste; rameaux ferrugineux, rarement spinescents, arrondis, grêles, sarmenteux, souvent insérés sous un angle droit; bourgeons ferrugineux.

Feuilles papyracées, persistantes, de grande taille, elliptiques, oblongues, obtuses à la pointe, à marge souvent un peu crispée; le dessus d'un vert sombre, brunâtre, glabre ou avec quelques poils desséchés sur la nervure médiane, mais entièrement recouvert de poils ferrugineux mordorés quand la feuille est encore très jeune; le dessous d'un ferrugineux intense ou d'une teinte roussâtre; 4—6 nervures primaires obliques, arquées, très saillantes à la face inférieure, assez visibles à la face supérieure, séparées les unes des autres par 2—3 courtes nervilles; pétiole fortement ferrugineux portant un sillon profond et étroit, long. 10—13 mm; limbe, long. 70—125 mm; larg. 35—57 mm.

Fleurs solitaires, dressées, ferrugineuses ou roussâtres, portées en petit nombre (2—3) sur des ramules excessivement courts, à l'aisselle de courtes bractées linéaires, arquées, rapidement caduques, déjà détachées lorsque la fleur a atteint 2 mm de longueur; limbe du périgone large, subquadrangulaire, non contracté au-dessous des lobes, long. de la partie entière, 4—5 mm; lobes petits, triangulaires, étalés sur le même plan, très pubescents sur leur face interne, long. 2,5 mm; anthères visibles au-dessus de la gorge du limbe du périgone et portées par de longs filets comme dans *E. conferta* ssp. *eu-conferta*; style droit, couvert de poils étoilés, dépassant les anthères; stigmate très court, occupant la pointe du style seulement; disque peu proéminent, diffus, pubescent; tube du périgone d'abord napiforme, 3 mm, s'allongeant rapidement en un long cylindre, de 4 à 5 fois plus long que large, très ferrugineux, atténué à la base et se continnant sans démarcation par un pédicelle massif.

Fruit (induvie) couvert de poils ferrugineux, ellipsoïde, de 25 à 30 mm de longueur, peu charnu, mûr en septembre; noyau ellipsoïde, tomenteux à l'intérieur, présentant à l'extérieur 8 fortes côtes séparées par des sillons étroits.

Hab. Java, Sumatra, Presqu'île Malaise. D'après les spécimens originaux de Blume sub no. 312, 314, 315, 316 in H. L. B. Iles Andamans (no. 327 in H. L. B.). Birma and Malay Peninsula (no. 4383 Griffith in H. Kew.). Iles Nicobas in H. D. C.

Rem. Le no. 313 in H. L. B. porte l'étiquette *E. verrucosa* Zp. Les spécimens de Blume donnent le nom vulgaire: *Aroy Susumunding.*

E. conferta ssp. *javanica* β **pallescens** Servettaz, var. nov.

Cette variété se distingue de la forme α *typica* par ses feuilles qui sont plus aiguës à leurs extrémités et dont la face inférieure est grisâtre, non d'un rouge ferrugineux. D'après le no. 29 in H. L. B. (Eléagnées indéterminées) sous l'étiquette: „*E. latifolius*, Sumatra, Korthalls leg."

E. conferta ssp. **mollis** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz : Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Arbuste; rameaux roussâtres, inermes, grêles, cylindriques; bourgeons argentés ou jaunâtres.

Feuilles persistantes, minces et molles, de grande dimension, régulièrement elliptiques, oblongues, très allongées, à base arrondie, à pointe obtuse, à marge régulière non crispée; la face supérieure glabre, d'un vert tendre (in sicco) avec un réseau de fines nervures très apparent; le dessous argenté; 7—9 nervures primaires, insérées sous un angle de 60° et plus, bien marquées sur le verso, souvent séparées les unes des autres par 1—3 nervilles se prolongeant très loin vers l'arcade marginale; pétiole court, profondément canaliculé, 5—7 mm; limbe, long. 100—180 mm; larg. 45—60 mm.

Fleurs de même forme que celles de l'*E. conferta* ssp. *euconferta*; toutefois leur disque est très pubescent.

Fruit inconnu.

Hab. Himalaya orient. Prome (4025/c Wallich in H. Del.; no. 621, 1395. Cat. It. Burman in H. D. C.). Ad montem Lu in prov. Bien-Hoa, Austro-Cochinchine (no. 3309 Pierre sub no. 359 in H. L. B.). Pégu (Bélanger in H. Del.).

E. conferta ssp. **firma** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz : Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Rameaux jaunâtres, graciles, inermes.

Feuilles persistantes, subcoriaces, de grande taille, ovales-elliptiques, nettement acuminées, souvent dissymétriques à la pointe; pétiole court, canaliculé, 8—10 mm; limbe, long. 120—180 mm; larg. 50—65 mm.

Fleurs inconnues.

Hab. Khasia (no. 350 in H. L. B.; no. 1396 Cat. it. Burman in H. D. C.).

Elaeagnus Gussoni Gasp.

Gasparrini in Ann. Circ. p. 118, 1 (1883) et Obs. h. Bocca di Falco, p. 9 et 10. Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857) et in Linnaea XXX, p. 354 (1860).

Syn.: *E. punctata*? Cat. Burdin, Torino (1835) ex Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857). *E. spadicea* Savi in Mem. Soc. Ital. Modene XXI, p. 175 (1837). *E. gonyanthes* Bentham in Hook. Journ. of bot. p. 196 (1853). *E. Breyniastrum* Fish. ex Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857). *E. chrysophylla* Hort. ex Schlecht. in Linnaea XXX (1860).

Frutex; ramis inermibus, cupreo-rubescentibus.

Folia coriacea vel subcoriacea, elliptica, basi rotundata interdum cuneiformia et apice obtusa, vel ovato-elliptica, magna basi subrotundata et apice acuta, supra viridia (in sicco), retibus vasculari prominente, subtus rubescentia; petiolo ferrugineo, canaliculato, 5—8 mm longo; lamina, 30—130 mm longa; 14—60 mm lata.

Flores solitarii in ramulis quam petiolus folii axillaris longioribus siti; limbus perigonii anguste prismaticus, quadrangulatus, acutangulus; lobi late ovati, limbi perigonii partem integram aequantes sed multo latiores, 5,5 mm; stylus glaber, flexuosus apice haud incurvatus, antheras haud superans; antherae ellipsoideae, filamento distincto; discus glaber, haud prominens; tubus perigonii ellipsoideus, 1,5—2 mm longus; pedicellus dense ferrugineus, 5,5—6,5 mm longus.

Fructus ferrugineus, ellipsoideus, 16 mm longus, 6 mm latus; pedunculus, 6—12 mm lg.

Hab. China: Macao, Matra Hills.

Foliis ellipticis apice obtusis, basi rotundatis vel cuneiformibus, supra viridibus, reti vasculari prominente, 6—8 cm longis. ssp. *eu-Gussoni* Servettaz.

Foliis ovatis ellipticis apice acutis, basi subrotundatis; supra lutescentibus, pellis colore in sicco, nitentibus, laevigatis, cum reti vasculari haud prominente. ssp. *laevigata* Servettaz.

E. Gussoni ssp. **eu-Gussoni** Servettaz.

Arbrisseau; rameaux non spinescents, dressés ou étalés, d'un rouge marron très foncé la première année, puis plus ou moins glabres et noirâtres les années suivantes; moelle blanche.

Feuilles coriaces, elliptiques, plus ou moins allongées, obtuses à la pointe, parfois cunéiformes à la base; la face supérieure recouverte de poils à éclat bronzé quand les feuilles sont jeunes, puis glabre et d'un vert sombre quand elles sont adultes; la face inférieure d'un rouge cuivreux intense, poli, luisant, devenant plus ou moins grisâtre chez les feuilles adultes; 5—7 nervures primaires rectilignes, parallèles, insérées sous un angle voisin de 60°, bien distinctes sur les deux faces, séparées les unes des autres par 1—3 nervilles intermédiaires qui leur sont parallèles et se prolongeant parfois jusqu'à l'arcade marginale; pétiole rougeâtre canaliculé, 4—7 mm; limbe, long. 25—80 mm; larg. 12—28 mm.

Fleurs solitaires, naissant à l'aisselle des feuilles, d'un rouge cuivreux et d'une forme très caractéristique pour cette espèce; limbe du périgone nettement prismatique ,quadrangulaire, anguleux, plus étroit que les lobes, long. de la partie entière, 5 mm; lobes de forme triangulaire-ovale, d'une longueur égale à celle de la partie entière du limbe du périgone et recouverts de nombreux poils écailleux sur leur face interne; style glabre, cylindrique, dépassant à peine les anthères, flexueux, mais non recourbé en crosse à la pointe; stigmate large et court; anthères ellipsoïdes, étroites, portées par un filet inséré au tiers de leur longueur à partir de la base; disque diffus épaississant la base du limbe du périgone; tube du périgone subcylindrique, ferrugineux, long. 2—2,5 mm; pédicelle, 3—4 mm.

Fruits (induvie) ellipsoïde, atténué du côté du pédoncule et se continuant avec lui sans démarcation bien nette, recouvert de poils ferrugineux et coiffé de la fleur desséchée jusqu'à sa maturité; noyau parcheminé, tomenteux à l'intérieur et présentant à l'extérieur 8 côtes étroites et très espacées; longueur de la drupe, 14—15 mm; long. du pédoncule, 6—8 mm.

Hab. Chine méridionale, Cochinchine: Lapa Hills, Chine (Parker in H. D. C.). Matra Hills in H. D. C.; Macao (no. 119 Callery in H. D. C.); Iles Poulo-Pinang ex Schlecht. in Linnaea XXX (1860).

Rem. 1° Schlechtendal, dans Linnaea XXX, loc. cit., prenant pour base les descriptions princeps de l'*E. Gussoni* Gasp. et de l'*E. spadicea* Savi, a longuement discuté les affinités de ces plantes avec l'*E. ferruginea* Rich., l'*E. glabra* Thbg., l'*E. acuminata* Link, l'*E. gonyanthes* Benth., l'*E. punctata* Burd., mais ne s'est arrêté à aucune conclusion ferme quant à ces espèces, sans doute faute d'en avoir pu examiner les spécimens prototypes. Après de nombreuses recherches, nous avons eu la satisfaction de découvrir ces spécimens et d'en prendre connaissance, grâce à la grande obligeance de M. le Prof. G. Briosi de l'Université de Pavie qui a bien voulu exécuter pour nous un dessin en grandeur naturelle de l'unique exemplaire de l'*E. Gussoni* de l'Herbier Gasparrini, grâce aussi à M. le Dr. Pampanini de l'Herbier de Florence qui nous a aimablement communiqué un fragment de l'*E. spadicea* Savi. Aussi pouvons nous affirmer que: *E. gonyanthes* Benth. = *E. spadicea* Savi = *E. Gussoni* Gasp. D'après les conventions en usage, nous conserverons le nom le plus ancien, soit: *E. Gussoni* Gasp.

2° L'*E. Breyniastrum* Fisch. est représenté dans l'Herbier de Candolle (plantes du Prodromus D. C.), et à n'en pas douter il s'agit bien aussi d'un *E. Gussoni* Gasp.

3° Il nous a été impossible de retrouver dans les herbiers italiens l'*E. punctata* du Cat. Burdin, Torino (1835). Cette plante pourrait bien être l'*E. Gussoni* Gasp., mais, comme nous n'en connaissons aucune description, la plus grande incertitude demeure à son égard.

E. Gussoni ssp. **laevigata** Servettaz, ssp. nov.

Rameaux ferrugineux, non spinescents, grêles, insérés sous un angle très aigu.

Feuilles ovales-elliptiques, aiguës à la pointe, très coriaces; la face supérieure très lisse, très luisante, d'un jaune brun quand la feuille est sèche et ne présentant pas un réseau de nervures saillant; la face inférieure d'un gris roussâtre, luisant; 8—9 nervures primaires très fines, non ou faiblement proéminentes sur le verso; pétiole court, ferrugineux, canaliculé, 5—8 mm; limbe, long. 60—130 mm, larg. 25—60 mm. Dimensions de quelques feuilles: 8 . 130 . 30 — 5 . 60 . 25.

Fleurs de même forme que dans ssp. *eu-Gussoni* mais un peu plus petites.

Hab. Macao. Ex no. 205 Callery in H. M. P.

Elaeagnus tonkinensis Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 390 (1908).

Frutex; ramis ferrugineis, plus minus incurvatis et sarmentosis, inermibus, sub angulo 90^0 nascentibus.

Folia perennia, chartacea, elliptica, utrinque plus minus obtusa; supra viridia, glauca in sicco, rete vasculari prominente, subtus dense ferrugineo-rubescentia; nervi primarii, 4—5, sub angulo 45^0 divergentes; petiolus canaliculatus, 6 mm longus; lamina, 47—55 mm longa, 18—23 mm lata.

Flores solitarii, cernui, parvi, dense ferruginei, fasciculati, 5—6 in ramis quam petiolus folii axillaris brevioribus, ex axilla bractearum caducarum brevium, arcuatarum; limbus perigonii brevis, angustus, prismatico-quadrangulatus; lobis triangularibus, intus stellato-pilosis, pars integra, 3 mm longa sed latior; stylus glaber, rectus, apice acutus, haud incurvatus, antheras haud superans; antherae ellipsoideae, bis breviores quam lobi, filamentum duplo superantes; tubus perigonii subcylindricus, dense ferrugineus, 2 mm longus; pedicellus ferrugineus, 2—3 mm.

Fructus ignotus.

Hab. Tonkin. Austro-Cochinchina. Bords de la rivière Ouanbi (no. 1006 in H. B.). Austro-Cochinchina (no. 65 in H. L. B.).

Rem. Par son port, cette espèce rappelle l'*E. triflora* Roxb., mais par ses fleurs qui sont solitaires, ferrugineuses, et dont les lobes sont aussi longs que la partie entière du limbe du périgone, elle se rapproche de l'*E. Gussoni* Gasp.

Elaeagnus Cumingii Schlecht.

Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 613 (1857) et in Linnaea XXX, p. 375 (1860).

Arbuscula; ramis ferrugineis, rigidis, apice haud recurvatis.

Folia subcoriacea vel membranacea, ovato-elliptica, basi rotundata, rarius attenuata, apice acuminata, supra viridia maculata vel haud maculata, maculis purpurascentibus, fuscis, subtus rufo-cinerea; margine integro, planiusculo vel rarius subcrispato, recurvato; petiolus canaliculatus, 5—6 mm longus; lamina 45—90 mm longa, 18—33 mm lata.

Flores solitarii, rari in ramulis brevissimis siti, cernui, pallide ferruginei; limbus perigonii subcampanulatus vel subquadrangulatus, basi plus minus attenuatus, pars integra, 3—4 mm longa; lobis triangularibus, intus pubescentibus, 2—3 mm; tubus perigonii ellipsoideus, pallide ferrugineus, 2,5 mm longus; pedicellus, 2—3 mm.

Fructus ellipsoideus, pallide ferrugineus, 13 mm longus; pedicello aequilongus.

Hab. Ins. Philippinas.

1. { Foliis valde basi rotundatis, apice acuminatis, margine regulari; limbo perigonii basi attenuato, infra lobos subdilatato (2).
Foliis ellipticis, utrinque acutis, supra interdum maculis parvis praeditis; margine subcrispato; limbo perigonii basi minime attenuato. ssp. *Perrottetii* (Schlecht.) Servettaz.

2. { Foliis coriaceis, supra nitentibus, maculis rubescentibus praeditis; ramis floriferis saepe longioribus quam petiolus folii axillaris. ssp. *eu-Cumingii* Servettaz.
Foliis haud coriaceis, immaculatis; ramis floriferis tam longis quam petiolus folii axillaris. ssp. *philippinensis* Servettaz.

E. Cumingii ssp. **eu-Cumingii** Servettaz.

Arbuste; rameaux ferrugineux, grêles, non spinescents, à entrenœuds courts, très ramifiés, insérés sous des angles voisins de 45°.

Feuilles elliptiques, coriaces, persistantes, souvent très arrondies à la base, acuminées à la pointe et parfois d'une façon très brusque, à marge régulière, légèrement recurvée; la face supérieure luisante, d'un vert gai, souvent parsemée de macules purpurines à contour anguleux, légèrement allongées dans le sens des nervures primaires, plus grandes et plus nombreuses au voisinage de la nervure médiane; la face inférieure d'abord luisante et ferrugineuse puis terne et grisâtre dès la fin de la première année; 4—6 nervures primaires peu nettes et légèrement saillantes sur les deux faces de la feuille sèche, s'évanouissant au voisinage de la marge où il est difficile de les suivre; pétiole court, ferrugineux, canaliculé, 5—6 mm; limbe, long. 50—60 mm; larg. 21—28 mm.

Fleurs solitaires, légèrement ferrugineuses, naissant à l'automne, en petit nombre, à l'aisselle de petites feuilles sur quelques ramules nouvellement développés et souvent plus courts que le pétiole de la feuille axillaire; limbe du périgone subquadrangulaire, à base atténuée et légèrement évasé au-dessous des lobes, long. de la partie entière, 3—4 mm; lobes triangulaires, ovales, abondamment couverts de poils étoilés sur la face interne, long. 2—3 mm;

style glabre, flexueux, affilé et non recourbé en crosse à son extrémité, stigmatique sur un tiers de sa longueur environ, dépassant à peine les anthères, anthères environ quatre fois plus courtes que les lobes, portées au-dessus du milieu de leur longueur par un filet très court et massif; tube du périgone ellipsoïde, subcylindrique, ferrugineux, 2,5 mm; pédicelle s'allongeant pendant la maturation du fruit, long. de 3 mm au moment de l'anthèse.

Fruit ferrugineux, ellipsoïde (vu un fruit non mûr long de 8 mm avec un pédoncule de même longueur).

Hab. Iles Philippines. Suzon (no. 460 Cuming in H. L. B., in H. D. C., in H. Del., in H. b. B. sub no. 212, 213). Ile Suzon. Prov. Tajabae, Sampoloe (no. 13 121 Warburg in H. b. B. sub no. 211).

E. Cumingii ssp. **Perrottetii** (Schlecht.) Servettaz, comb. nov.

Syn.: *E. Perrottetii* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 613 (1857). *E. Alingaro* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 615 (1857). *E. angustifolia* Blanco: Flora de Filipinas, p. 74 (1837).

Rameaux ferrugineux, roussâtres, insérés à 90°, non spinescents.

Feuilles membraneuses, lancéolées, à base atténuée ou subarrondie, aiguës à la pointe, mais non brusquement acuminées; la face supérieure glabre, immaculée ou avec de très petites macules à peine visibles; la face inférieure argentée, roussâtre; 6—7 nervures primaires, insérées sous un angle de 60°, saillantes sur les deux faces (feuilles sèches); pétiole roussâtre, canaliculé, 6—7 mm; limbe, long. 50—90 mm, larg. 27—45 mm.

Fleurs peu nombreuses, solitaires; limbe du périgone subquadrangulaire, un peu contracté au-dessous des lobes et un peu moins atténué à la base que dans ssp. *eu-Cumingii* (les autres parties de la fleur comme dans la sous-espèce que nous venons de nommer).

Fruits (induvie) ovoïdes, recouverts de poils grisâtres, long. de la drupe, 10—13 mm; pédoncule de même longueur.

Hab. Iles Philippines. Manille. (Perrottet (1819) in H. L. B sub no. 358, in H. b. B. sub no. 209, in H. D. C., in H. Del. et in H. B.).

Rem. I. Schlechtendal dans la diagnose qu'il donné de l'*E. Perrottetii,* dit que les fleurs de cette espèce sont largement campanulées, mais nous ferons remarquer qu'elles n'ont cet aspect que lorsqu'elles ont été écrasées, comme il est fréquent dans les spécimens d'herbiers. II. Dans D. C. Prodr. XIV, Schlechtendal a reproduit sous le nom de *E. Alingaro,* la description de l'*E. angustifolia* Blanco (Flora de Filipinas), sans doute afin d'éviter toute confusion avec l'*E. angustifolia* L. Or, la description donnée par Blanco d'une espèce d'Elaeagnus des Iles Philippines, très commune à El Puebla de St. José, au bord des chemins, s'applique d'une façon parfaite au spécimen

de Perrottet et il y a bien lieu d'établir la synonymie que nous avons déjà indiquée: *E. Alingaro* Schlecht. = *E. angustifolia* Blanco = *E. Cumingii* Schlecht.

E. Cumingii ssp. **philippinensis** Servettaz, ssp. nov.

Arbrisseau; rameaux d'un ferrugineux clair, cylindriques, sarmenteux, inermes, insérés sous un angle voisin de 90°.

Feuilles minces, papyracées, elliptiques, arrondies à la base, acuminées à la pointe, à marge légèrement révolutée, verdâtres et sans macules en dessus, luisantes et d'un gris argenté en dessous; 6—7 nervures primaires, peu saillantes à la face inférieure, s'évanouissant vers le milieu de la demi-feuille, insérées sous un angle d'environ 60°; pétiole canaliculé, 5—6 mm; limbe, long. 70—80 mm; larg. 30—36 mm.

Fleurs d'un ferrugineux léger, solitaires, portées par des rameaux brévissimes, plus courts que le pétiole de la feuille axillaire, à l'aisselle de bractées caduques; limbe du périgone subprismatique, atténué à la base, légèrement resserré au-dessous des lobes, la partie entière d'une longueur à peu près égale à celle des lobes (3—4 mm); lobes triangulaires avec quelques poils sur leur face interne; style glabre, droit, terminé par une pointe dépassant à peine les anthères; anthères petites, presque sessiles; disque glabre non proéminent; tube du périgone, long. 2 mm; pédicelle, 3 mm.

Fruit (induvie) ellipsoïde, d'un roux clair (vu un fruit non mûr, de 13 mm de longueur, pourvu d'un pédoncule de 8 mm).

Hab. Iles Philippines. D'après le no. 569 de la „Comission de la Flora Forestal de Filipinas"; Calauan, in H. L. B. sub no. 364.

Elaeagnus Schlechtendalii Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier 2ème série, t. VIII, p. 389 (1908).

Frutex? inermis; ramis primo pilis luteo-rufescentibus tectis, dein glabris, nigrescentibus; medulla alba.

Folia perennia, papyracea, elliptica, oblonga, angustata, utrinque obtusa, supra glabra, viridia, subtus argentea, luteo-virid a; nervi primarii, 3—4, vix distincti; petiolus late canaliculatus, rufescens, 6—7 mm longus; limbus 40—55 mm longus, 15—16 mm latus.

Flores solitarii, suberecti, in ramulis brevibus foliosis siti, ex axilla bractearum curvilinearium caducarum nascentes; limbus perigonii subquadrangulatus, tubulosus, pallide luteus; lobis triangularibus obtusis, pilis paucis stellatis praeditus; stylus glaber, filiformis haud apice incurvatus, antheras haud superans, antherae longe pedicellatae sed filamento haud perpendiculari ut in *E. conferta* Roxb.; discus glaber, haud prominens; tubus perigoni

luteus, globulosus, infra limbum perigonii valde constrictus, in basi attenuatus, 2—3 mm longus; pedicellus brevis, 1 mm longus; limbus perigonii, parte integra, 4 mm lg.; lobi, 2,5—3 mm lg.

Fructus ellipsoideus, luteus, haud a pedunculo eximie distincto.

Hab. Assam. Ex no. 75 in H. L. B.

Rem. Par la forme de sa fleur et de son fruit, par ses anthères longuement pédicellées, entièrement situées au-dessus de la gorge du limbe du périgone, l'*E. Schlechtendalii* se rapproche de l'*E. conferta* Roxb., mais il s'en éloigne par la glabrescence du style, la présence de feuilles sur les rameaux florifères et par la forme allongée de ses feuilles dont le pétiole n'est pas étroitement canaliculé.

Elaeagnus Gaudichaudiana Schlecht.

Schlechtendal in D. C. Prodr. XIV, p. 612 (1857) et in Linnaea XXX, p. 370 (1860).

Frutex, inermis; ramis novellis aere, rubescentibus, nitentibus, dein glabris, fuscis, nigrescentibus, obliquis, teretibus, leviter elongatis.

Folia subcoriacea, perennia, late elliptica vel ovato-subrotundata, margine subrevoluto, supra primo ferruginea lepidota, dein glabra virido-nigrescentia in sicco, interdum cum parvis maculis; reti vasculari prominente, subtus ferruginea, in junioribus nitentia, dein rufescentia; nervi primarii, 4—5, sub angulo 60° divergentes, utrinque prominentes; petiolus late canaliculatus, 5—6 mm lg.; limbus, 45—58 mm longus, 22—50 mm latus.

Flores solitarii, nutantes, ferruginei et argentei, pauci, 1—2 in axilla parvarum foliorum, nascentes in ramulis quam petiolus folii axillaris longiores; limbus perigonii subquadrangulatus, tubulosus, aliquantulum constrictus infra lobos; lobi triangulares, breves, suberecti, intus pubescentes; stylus glaber, flexuosus, in basi 1—3 pilis stellatis, antheras leviter superans; stigma longitudinem dimidiam styli circiter aequans; antherae subsessiles; discus glaber, haud prominens; tubus perigonii dense ferrugineus, subcylindricus, napiformis, 1—2 mm; pedicellus dense ferrugineus, 1 mm longus; lobi, 1,5 mm longi; limbus perigonii, 5—5,5 mm longus.

Fructus ellipsoideo, rubescens, ferrugineus, 9—10 mm longus; pedunculus, 3 mm.

Hab. Annam, Tourane, Ex no. 280 Gaudichaud in H. D. C., in H. M. P., in H. L. B. sub no. 383.

a) Foliis immaculatis, ellipticis, nigrescentibus in sicco, 25—30 mm latis; floribus, 7 mm longis (limbus perigonii, pars integra et lobis). *α typica* Servettaz.

b) Foliis maculis nonnullis parvis rubescentibus praeditis, orbicularibus, 50—55 mm latis. *β gigantea* Servettaz.
(ex Gaudichaud „Cochinchine“ in H. Del.).

Elaeagnus triflora Roxb.

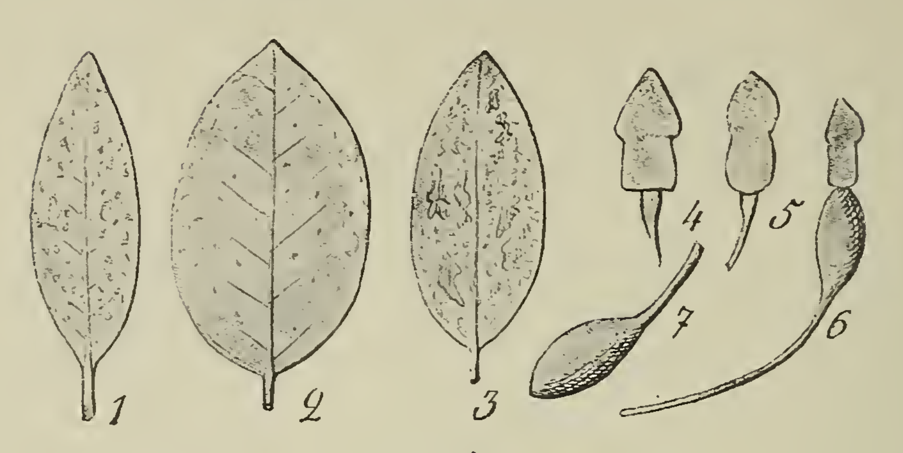


Fig. 13.

Elaeagnus triflora Roxb. — 1, 4, ssp. *tetragonia*; 2, ssp. *eu-triflora* (Roxb.) Serv.; 5, ssp. *rigida* Blume; 3, 6, 7, ssp. *polymorpha* Serv. (6, *α longipes*; 7, *β brevipes*).

Roxburgh: Flora Indica ed. Carey, 1, p. 459 (1818).

Syn.: *E. latifolia γ triflora* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857). Excl. syn.: *E. latifolia* Linné, no. 177 (1753).

Frutex; ramis rufescentibus vel ferrugineis, sub angulo 90° divergentibus, sarmentosis, apice recurvatis.

Folia perennia, papyracea, subcoriacea vel coriacea, elliptica, apice acuta vel ovata; supra primo squamis argenteis vel rufescentibus tecta, postea glabra, sicca maculis aurantiaco-purpurascentibus picta, subtus argentea vel argenteo-ferruginea; petiolus brevis, canaliculatus, 4—6 mm longus; lamina, 40—100 mm longa, 18—40 mm lata.

Flores gemini vel trini, nutantes, multi, argentei vel ferruginei; limbus perigonii subquadrangularis, parte integra lobos aequante, 3—4 mm; lobi triangulares, intus pubescentes, 3—4 mm; stylus glaber, apice recurvatus vel rectus; discus haud prominens.

Fructus magnus, ellipsoideus, 15—16 mm longus; nucleus membranaceus, octocostatus.

Hab. Java, Sumatra, Celebes, Australia.

1. { Floribus albis, semper multis, nutantibus, stigmate brevissimo (2).
   Floribus ferrugineis, variabilibus (3).

2. { Foliis ellipticis lanceolatis; stylo rectilineari, antheras haud superante; limbo perigonii nitido, quadrangulari, lato et basi angulato, infra lobos constricto; filamento antheras aequante. ssp. *tetragonia* Servettaz.
   Foliis ovatis valde coriaceis, supra saepissime omnino tectis maculis rubescentibus; stylo antheras superante; limbo perigonii subquadrangulato, basi attenuato, infra lobos constricto; antheris subsessilibus. ssp. *obsoleta* Servettaz.

3. { Foliis ellipticis, coriaceis vel valde coriaceis, supra maculis multis parvis nigrescentibus praeditis, subtus rufescentibus, ferrugineis; stylo recto haud antheras superante; stigmate brevissimo. ssp. *rigida* (Blume) Servettaz.
   Foliis ovatis vel ovato-ellipticis, papyraceis vel coriaceis, supra immaculatis vel cum maculis rufescentibus; subtus fulvescentibus; stylo recurvato antheras superante; stigmate styli dimidium aequante (4).

4. { Foliis magnis, ovatis, subrotundatis, papyraceis; margine regulari, supra maculis parvis rufescentibus praeditis subtus fulvescentibus; longis sesquilatis, 9—11 cm longis; staminibus sessilibus; pedunculo fructus crasso, rigido, quam fructus breviore. ssp. *eu-triflora* Servettaz.
Foliis ovatis-ellipticis, bis longioribus quam latioribus; staminibus filamento sub antheris conspicuo. Floribus ferrugineis variabilibus. ssp. *polymorpha* Servettaz.

E. triflora ssp. **eu-triflora** Servettaz.

Syn.: *E. triflora* Roxb.: Flora Indica, ed. Carey, 1, p. 459 (1818). *E. latifolia γ triflora* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857).

Arbuste de grande taille, à rameaux étalés, recouverts de poils écailleux d'un roux léger et souvent réfléchis à la pointe.

Feuilles papyracées, persistantes, ovales, arrondies, de grande taille; la face supérieure glabre, parsemée de petites macules d'un marron clair; la face inférieure d'un ferrugineux léger, luisant; marge très régulière faiblement révolutée; 7—9 nervures primaires, parallèles, très distinctes, insérées sous des angles voisins de 60°, réunies par des arcs vers la marge; pétiole court, légèrement canaliculé, d'un roux plus ou moins foncé, long. 4—5 mm; longueur du limbe, 80—120 mm; larg. 45—65 mm. Dimensions de quelques feuilles: 4 . 115 . 60 — 4 . 120 . 65 — 5 . 80 . 46.

Fleurs naissant ordinairement par 3; la fleur du milieu se développant beaucoup plus vite que les deux autres; limbe du périgone subquadrangulaire, légèrement atténué à la base, d'un roux léger; lobes triangulaires, de longueur sensiblement égale à celle de la partie entière du limbe du périgone (3—3,5 mm), revêtus de nombreux poils étoilés à l'intérieur; tube du périgone conique, roussâtre, 2 mm; pédicelle s'allongeant un peu pendant la maturation du fruit, long. 3 mm; style glabre, épais, rectiligne, la pointe dépassant légèrement les anthères, et terminé par un stigmate très court dirigé obliquement; disque peu proéminent occupant la base du limbe du périgone et velu au voisinage du style; anthères subsessiles, fixées au-dessous de leur milieu par un filet brévissime à la gorge du limbe du périgone;

Fruits (induvie) oblongs, succulents, d'une saveur douce, agréablement astringente, différente de celle de l'*E. conferta* Roxb., d'une couleur orange pâle; noyau parcheminé, elliptique, subaigu aux deux extrémités, garni d'un feutrage de poils à l'intérieur; parcouru à l'extérieur par 8 côtes étroites, peu saillantes; longueur de la drupe, 17—18 mm; larg. 7 mm; long. du pédoncule, 7 mm.

Hab. Sumatra. Cultivé au Jardin botanique de Calcutta où il a été introduit en 1804. D'après un spécimen prototype du Dr. Roxburg in H. Del. et d'après les no. 116, 346 in H. L. B., le no. 503 Gaudichaud in H. M. P. et in H. Del.

Rem. Nous avons trouvé, dans l'Herb. du Mus. de Leyde, (Eléagnacées indéterminées), sous le no. 43 ,,Elders hierst te

Tjikandé Janari Kakadoeang rieichtet boor" un spécimen à feuilles très coriaces et de même forme que celles de la plante cultivée au Jardin bot. de Calcutta dont il représente peut-être la souche. Nous en ferons la variété *stricta*. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 110 . 66 — 6 . 90 . 88 — 5 . 80 . 39. (Les fleurs de ce spécimen sont en voie de développement).

E. triflora ssp. **tetragonia** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 390 (1908).

Arbuste à rameaux inermes, parfois sarmenteux, recouverts de poils écailleux, d'un roux plus ou moins foncé pendant la première année, puis glabres et noirâtres les années suivantes; ramules florifères de 1 à 20 cm fortement incurvés à la pointe et se développant à l'automne.

Feuilles membraneuses, persistantes, elliptiques, doublement aiguës, parfois subarrondies à la base, à marge légèrement révolutée et plus ou moins ondulée; la face supérieure d'abord recouverte de larges écailles nacrées argentées, puis glabre, le plus souvent parsemée d'un grand nombre de macules jaunâtres, jaune-rougeâtre, petites, anguleuses, plus ou moins confondues les unes avec les autres et formant parfois comme un réseau couvrant plus des deux tiers de la surface du limbe; la face inférieure d'un blanc terne, revêtue de poils écailleux; 6—7 nervures primaires et entre deux nervures primaires, souvent 1—2 fines nervilles intercalées; pétiole court, brunâtre, légèrement canaliculé, 5—7 mm; limbe, long. 45—105 mm, larg. 18—42 mm. Dimensions de quelques feuilles: 6 . 105 . 42 — 6 . 70 . 30 — 5 . 40 . 18 — 7 . 95 . 35. (Les feuilles attachées aux rameaux en fleurs sont en voie de développement et n'ont pas acquis toute leur taille; les mesures précédentes ne leur sont pas applicables et concernent les feuilles adultes.)

Fleurs inclinées, argentées, nombreuses, naissant habituellement au nombre de 3, à l'aisselle des jeunes feuilles (automne); limbe du périgone prismatique, nettement quadrangulaire, très anguleux et un plus large à la base qu'au-dessous des lobes, long. de la partie entière, 3,5—4 mm; lobes triangulaires représentant approximativement un triangle équilatéral curviligne, un peu plus larges à leur base que le périgone, pubescents sur leur face interne, long. 3,5—4 mm; style glabre, flexueux, un peu recourbé à la pointe, mais non enroulé, atteignant le niveau des anthères; stigmate court, s'étendant sur un tiers de la longueur du style; anthères petites, environ 3 fois plus courtes que les lobes et supportées en leur milieu par un filet relativement long et visible à la base de l'anthère; disque diffus, glabre, épaississant la base du limbe du périgone; tube du périgone subcylindrique, roussâtre, long. 2 mm; pédicelle grêle, brunâtre, s'allongeant pendant la maturation du fruit et pouvant atteindre de 1,5 à 2 cm.

Fruit (induvie) ellipsoïde, recouvert d'écailles argentées, parfois bosselé par des côtes longitudinales; noyau membraneux, garni d'un épais feutrage de poils à l'intérieur et soutenu extérieurement par 8 côtes longitudinales fibreuses; long. de la drupe, 15—18 mm; long. du pédoncule, 8—20 mm.

Hab. Insulinde, Australie, Java (no. 317, 318, 320, 329, 370, 371, 372, 373, 375, 377 in H. L. B.; no. 30, 31, 40, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 48: Eléagn. indéterminées in H. L. B.). Australie: N. S. Wales (no. 18 366 Warburg in H. b. B.); Queensland (no. 202, 203 in H. b. B.). Iles Célèbes: Tassosso (no. 16 747 Warburg in H. b. B.); Loka (no. 1292 Warb. in H. b. B.); Tjamba (no. 16 748 Warb.). Iles Penang (Curtis: Cat. of flow. plants in the Island of Penang).

E. triflora ssp. **obsoleta** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 390 (1908).

Rameaux inermes, grêles, plus courts que la feuille axillaire quand ils portent des fleurs, terminés par des bourgeons blanchâtres ou ferrugineux.

Feuilles ovales ou ovales-elliptiques, coriaces, la face supérieure glabre, brunâtre ou presque entièrement recouverte de macules rougeâtres, anguleuses (feuilles sèches); la face inférieure plus ou moins ferrugineuse; 6—7 nervures primaires insérées sous un angle voisin de 60°, légèrement apparentes sur un fond très uni au verso; pétiole grêle, ferrugineux, profondément canaliculé, 6—7 mm; limbe, long. 60—80 mm, larg. 35—50 mm.

Fleurs naissant isolément ou par 2—3; limbe du périgone non prismatique, subquadrangulaire, un peu ovoïde et atténué à la base; long. de la partie entière, 3—3,5 mm; lobes triangulaires-ovales, très pubescents à l'intérieur, long. 3—3,5 mm; style glabre atteignant le niveau des anthères; stigmate très court; anthères sessiles, fixées un peu au-dessus du milieu de leur longueur; disque indistinct, épaississant la base du limbe du périgone; tube du périgone subcylindrique, long. 2 mm; pédicelle, 6—8 mm; s'allongeant beaucoup pendant la maturation du fruit.

Fruit mûr, non vu.

Hab. Java. Ex no. 73 in H. D. C.: ,,Arbrisseau à fleurs blanches; terrain argileux. Pied du mont Banajao''; no. 2 (Elaeagnus indéterminés) in H. L. B.; no. 372 Zollinger in H. Del.

E. triflora ssp. **rigida** (Blume) Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 390 (1908).

Syn: *E. rigida* Blume: Bijdrag. tot. de Flora, p. 639. (1825). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV 1857) et in Linnaea XXX, p. 376 (1860.).

Rameaux inermes, arqués, recourbés à la pointe, insérés sous un angle voisin de 90°, renflés vers leur insertion, d'abord re-

couverts de poils ferrugineux quand ils sont jeunes, puis glabres et noirâtres.

Feuilles coriaces, très rigides, allongées, elliptiques, aiguës aux deux extrémités, à marge entière un peu révolutée; la face supérieure glabre, d'un vert foncé, avec des macules d'un noir verdâtre ou brunâtre, étroites, linéaires, allongées suivant les nervures de la feuille; la face inférieure, d'un rouge cuivreux, uni, luisant, 3—4 nervures primaires peu apparentes; pétiole brun, ferrugineux, faiblement canaliculé, 6—10 mm; limbe, long. 30—85 mm; larg. 12—38 mm. Dimensions de quelques feuilles: 10 . 50 . 20 — 8 . 85 . 38 — 8 . 40 . 16.

Fleurs naissant isolément ou par 2—3 à l'aisselle des jeunes feuilles, surtout vers la pointe des rameaux; limbe du périgone subquadrangulaire, d'un blanc roussâtre, la partie entière un peu plus longue que les lobes, long. 3—4 mm; tube du périgone subcylindrique, ferrugineux, 2—2,5 mm; pédicelle, 7—8 mm; lobes triangulaires, ovales, obtus à la pointe, pourvus de quelques poils sur la face interne, long. 2—3 mm; style glabre, flexueux, recourbé mais non enroulé à son extrémité, atteignant le niveau des anthères; stigmate court; anthères petites, fixées en leur milieu par un filet visible à la base de l'anthère; disque diffus, glabre.

Fruit (induvie) très ferrugineux, ellipsoïde, très atténué aux deux extrémités; longueur de la drupe, 12—14 mm; du pédicelle, 13—18 mm.

Hab. Java. Ex no. 1399 Blume in H. L. B. sub no. 26 et 31; no. 382 in H. L. B. sous l'étiquette „Ein hoher Strauch aus dem Plateau von Tobah. Battenland"; no. 381 in H. L. B.: „*E. latifolia* L. *forma*. In planitie 3200—4000 m alta Tobae, prope Bansariboea". Autres stations: Sommet des Mts. Barangrang (Blume) — Mts. Plawangang (Schlecht. in Linnaea XXX, 1860).

E. triflora ssp. **polymorpha** Servettaz, ssp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 390 (1908).

1. { Pedunculo multo longiore quam fructus (2).
   { Pedunculo circiter tam longo quam fructus. *β brevipes* Servettaz.

2. { Limbo perigonii (pars integra) angusto, circiter bis longiori quam lato. *α longipes* Servettaz.
   { Limbo perigonii (pars integra) fere tam lato quam longo. *γ media* Servettaz.

E. triflora ssp. *polymorpha α* **longipes** Servettaz, var. nov.

Rameaux grisâtres, non spinescents, insérés sous un angle voisin de 90°.

Feuilles persistantes, papyracées, ovales-elliptiques, arrondies à la base et à la pointe; la face supérieure d'un vert pâle, glabre, parsemée de macules rougeâtres anguleuses, d'autant plus grandes qu'elles sont plus proches de la base de la feuille et de la nervure médiane; la face inférieure d'un gris luisant légèrement ferrugineux;

4—5 nervures primaires peu distinctes; pétiole canaliculé, court, grisâtre, 4—6 mm; limbe, long. 35—75 mm; larg. 17—39 mm.

Fleurs naissant par 3 en novembre-décembre, à l'aisselle des jeunes feuilles sur des rameaux courts; limbe du périgone étroit, prismatique; lobes triangulaires, peu larges, souvent un peu plus longs que la partie entière du limbe du périgone; longueur totale du limbe, lobes compris, 7—8 mm; tube du périgone ellipsoïde, 3—4 mm; pédicelle s'allongeant pendant la maturation du fruit, 3—15 mm; style glabre, recourbé en crosse à l'extrémité, dépassant les anthères, stigmatique sur plus de la moitié de sa longueur; disque diffus presque nul; anthères petites, ovales, environ 4 fois plus courtes que les lobes, portées par des filets insérés au-dessus du milieu de leur longueur et dépassant leur base.

Fruit (induvie) mûr, non vu.

Hab. Java (no. 324, 356, 367 in H. L. B.). Mt. Djellé badjin (no. 322 in H. L. B.).

E. triflora ssp. *polymorpha* β **brevipes** Servettaz, var. nov.

Rameaux rougeâtres, inermes, recurvés à leur extrémité.

Feuilles rigides, ovales-elliptiques, parfois un peu aiguës à la pointe; la face supérieure glabre avec ou sans macules, d'une teinte roussâtre; la face inférieure recouverte de poils rougeâtres; 5—6 nervures primaires bien marquées. Dimensions de quelques feuilles; 6 . 64 . 30 — 7 . 70 . 34.

Fleurs ternaires, roussâtres; limbe du périgone large, subquadrangulaire, un peu ovoïde; long. de la partie entière 3—3,5 mm, larg. 2,5—3 mm; lobes triangulaires, ovales, pubescents sur la face interne, long. 3—3,5 mm; style dépassant les anthères, stigmatique sur un tiers de sa longueur; pédicelle floral plus court que le reste de la fleur, s'allongeant peu pendant la maturation du fruit et de longueur demeurant inférieure à celle de la drupe: Vu un fruit de 10 mm de long avec un pédoncule de 6 mm.

Hab. Java. Ex no. 327 et 332 in H. L. B.

E. triflora ssp. **polymorpha** γ **media** Servettaz, var. nov.

Cette variété a des caractères intermédiaires entre ceux de ssp. *polymorpha* α *longipes* et ssp. *polymorpha* β *brevipes*.

Rameaux ferrugineux, inermes, récurvés à la pointe.

Feuilles ovales, elliptiques, subaiguës à leur extrémité; la face supérieure glabre et presque totalement recouverte par un réseau de fines macules rougeâtres et anguleuses; la face inférieure d'un rouge ferrugineux plus ou moins intense; 7—8 nervures primaires insérées sous un angle de 60 degrés environ, très saillantes sur le verso des feuilles; pétiole ferrugineux, canaliculé et allongé. Dimensions de quelques feuilles: 7 . 50 . 23 — 8 . 70 . 30 — 8 . 78 . 34.

Fleurs ferrugineuses, ternaires, longuement pédicellées; limbe du périgone subquadrangulaire, long. de la partie entière, 3 mm;

larg. 2,5 mm; lobes triangulaires, très pubescents sur leur face interne, légèrement plus longs que la partie entière du limbe du périgone, long. 3—4 mm; style très recourbé à la pointe, laquelle est inférieure aux anthères, glabre, stigmatique sur un quart de sa longueur; pédicelle floral très allongé (10 mm), acquérant un grand développement pendant la maturation du fruit; vu un fruit de 9 mm de longueur avec un pédoncule de 30 mm.

Hab. Java. Sumatra. Ex no. 321, 330, 337 in H. L. B.

Rem. L'*E. triflora* Roxb. est excessivement polymorphe; les formes que nous indiquons ne sont point nettement séparées et l'on aura souvent l'occasion de trouver des plantes à caractères intermédiaires les réunissant entre elles.

Elaeagnus ferruginea Rich.

Richard: Mon. des Eléagnées in Mém. Soc. Hre. nat. Paris, t. I, p. 343 (1823). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857) et in Linnaea XXXII, p. 303 (1863). Excl. syn. *E. punctata*: Cat. Burdin ex Schlecht. in Linnaea XXX, p. 352 (1860), *E. spadicea* Savi: Mém. Soc. Ital. Modène, XXI, p. 175 (1837), *E. Breyniastrum* Fisch., ex Schlecht. in Linnaea XXX, p. 350 (1860). Nom. vulg. „*Aroy Kamanten*", Java.

Arbuscula; ramis inermibus, minoribus, ferrugineis lepidotis; adultis pulverulentibus cinereis, sub angulo 45° divergentibus haud sarmentosis.

Foliis membranaceis vel subcoriaceis, saepe ovatis et abrupte acuminatis vel ellipticis et longe acuminatis; supra viridibus, glabris, maculatis vel immaculatis, maculis nigris viridibus; subtus ferrugineo-rufescentibus vel ferrugineo argenteis vel cupro-rubescentibus; petiolus ferrugineus fuscus, 6—14 mm lg.; lamina 50—90 mm longa, 25—33 mm lata.

Flores ferruginei, solitarii vel gemini, rarissime trini, suberecti, pauci; limbus perigonii subquadrangulatus haud constrictus infra lobos, argenteus et ferrugineus, parte integra lobos aequante, 2,5—3 mm; lobis triangularibus acuminatis; stylus subpubescens, flexuosus haud apice incurvatus antheras attingente; antherae ellipsoideae subsessiles; discus haud prominens, tubus perigonii napiformis dense ferrugineus, 2 mm lg.; pedicellus brevis, 1—2 mm per evolutionem fructus accrescens.

Fructus ferrugineus, ellipsoideus, 11 mm longus; pedunculus, 6 mm longus; nucleus chartaceus, octocostatus.

Hab. Java, Sumatra.

1. Foliis ovatis abrupte acuminatis, basi valde rotundatis, longe petiolatis, maculis nigrescentibus vel immaculatis ornatis, subtus ferrugineis fulvis vel argenteis, squamis nonnullis ferrugineis dispersis praeditis.
ssp. *eu-ferruginea* Servettaz.

2. Foliis ellipticis elongatis, apice acutis, haud acuminatis, basi parum rotundatis, subtus rubescentibus, ferrugineis, nitentibus, magis coriaceis quam in speciebus praecedentibus. ssp. *sumatrana* Servettaz.

E. ferruginea ssp. **eu-ferruginea** (Rich.) Servettaz.

1. Foliorum pagina superior fusca (in sicco), immaculata; pagina inferior paululum ferruginea subargentea. *α Richardia* Servettaz.
2. Foliorum pagina superior viridis cum maculis viridibus nigrescentibus; pagina inferior plus minus ferruginea. *β atrovirens* Servettaz.

E. ferruginea ssp. *eu-ferruginea α* **Richardia** Servettaz, var. nov.

Arbrisseau à rameaux inermes, assez grêles, d'un ferrugineux intense quand ils sont très jeunes, puis d'un roux cendré pulvérulent vers la fin de la première année, insérés sous des angles voisins de 45°.

Feuilles ovales, très arrondies à la base et brusquement acuminées à la pointe, à marge légèrement révolutée, les deux faces également recouvertes de poils ferrugineux quand la feuille est encore en voie de développement; le dessus des feuilles adultes, glabre, brunâtre (feuilles sèches), sans macules; le dessous, roussâtre ou grisâtre avec quelques gros points d'un brun foncé se détachant nettement sur un fond plus clair; 5—7 nervures primaires rectilignes; entre 2 nervures primaires, 1—3 petites nervures s'avançant jusqu'auprès de la marge; pétiole très arrondi, faiblement canaliculé, long. 7—14 mm; limbe, long. 45—70 mm; larg. 25—38 mm.

Fleurs subdressées, ferrugineuses, le plus souvent solitaires mais pouvant être géminées et même ternaires; limbe du périgone subquadrangulaire, non contracté au-dessous des lobes, long. 4—5 mm; lobes triangulaires, acuminés, glabres à l'intérieur, d'une longueur à peu près égale à celle de la partie entière du limbe du périgone, 3—4 mm; tube du périgone subcylindrique, ferrugineux, 2—3 mm; pédicelle (3—5 mm) s'allongeant pendant la maturation du fruit; style flexueux, non recourbé en crosse à son extrémité, pubescent, la pointe dépassant légèrement les anthères, stigmatique sur un tiers de sa longueur; anthères subsessiles, courtes, fixées au milieu de leur longueur.

Fruits (induvie) recouverts de poils rougeâtres, ellipsoïdes; noyau membraneux, garni de poils intérieurement, et soutenu par 8 côtes longitudinales, saillantes extérieurement; long. de la drupe, 12—14 mm, du pédoncule, 8—10 mm. Ce fruit est bon à manger et les indigènes l'appellent *Birbikuda*.

Hab. Java (no. 2513 Zollinger in H. Del. et in H. M. P.). Wonosarie (no. 333, 334 in H. L. B., leg. Fingger). Ngasidari, alt. 2000 m (no. 122, 123, 124 in H. L. B., leg. Koorders).

E. ferruginea ssp. *eu-ferruginea β* **atrovirens** Servettaz, var. nov.

Feuilles lancéolées, allongées, longuement acuminées; la face supérieure d'un vert glauque avec des macules noires; la face inférieure d'un rouge cuivreux luisant.

Hab. Sumatra. „Mts. Singalan in Sumatra Occidentale nel Padangsche bovenlanden, alto Padang“ (no. 189, 235 Beccari, sub no. 76 et 331 in H. L. B.).

E. ferruginea ssp. **sumatrana** Servettaz, ssp. nov.

Rameaux brunâtres, poussiéreux, insérés sous un angle voisin de 45°, non spinescents, à moelle brunâtre.

Feuilles coriaces, elliptiques, allongées, à pointe aiguë, non acuminées, à base atténuée, non arrondie en demi cercle comme dans la variété α *Richardia*; la face supérieure glabre, sans macules ou parfois tachée de petites macules d'un brun rougeâtre (feuilles sèches); la face inférieure d'un rouge cuivreux, poli, luisant; 7—8 nervures primaires, insérées sous un angle de 60°—70°, saillantes au verso de la feuille; pétiole profondément et étroitement canaliculé, 5—7 mm; limbe, long. 60—95 mm; larg. 25—40 mm.

Fleurs très ferrugineuses, subdressées, solitaires, binaires ou ternaires, sur des rameaux plus courts que le pétiole de la feuille axillaire; limbe du périgone subquadrangulaire, légèrement évasé au-dessous des lobes; long. de la partie entière, 3 mm; lobes triangulaires, aigus à la pointe, recouverts de poils étoilés sur leur face interne, de longueur à peu près égale à celle de la partie entière du limbe du périgone; tube du périgone subcylindrique, ferrugineux, 2 mm; style dépassant légèrement les anthères, à stigmate très court, portant quelques poils vers la base; anthères courtes, d'une longueur égale au tiers ou au quart de celle des lobes, fixées en leur milieu par un court filet.

Fruit ellipsoïde, recouvert de poils ferrugineux ainsi que le pédoncule; noyau nembraneux mais cependant assez ferme, soutenu extérieurement par 8 côtes moins larges que l'intervalle qui les sépare; longueur de la drupe, 13—14 mm, du pédoncule, 10—14 mm.

Hab. Sumatra. Ex no. 33, 34, 35, 37 (Elaeagnus indéterminés) in H. L. B.

Elaeagnus Zollingeri Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 392 (1908).

Frutex; ramis tenuibus, teretibus, elongatis, ferrugineis, inermibus.

Folia membranacea, longe elliptica, utrinque acuta, acuminata, interdum dissymetrica, similia Persicae foliis, supra viridia interdum parvulis minutis praedita, rufescentia, glabra, subtus fulvescentia; nervi primarii, 7—10, arcuate conjunctis ad marginem; inter nervos primarios, 5—6 parvis nervi elongati quorum unus attingit arcum; petiolus canaliculatus, brevis, ferrugineus, 5—6 mm; lamina, 85—105 mm longa, 30—35 mm lata.

Flores solitarii, suberecti, pallide ferruginei, pauci, 1—2 in ramulis brevissimis, quam petiolus folii axillaris brevioribus; limbus perigonii subquadrangulatus, haud constrictus infra lobos, 3 mm longus; lobi triangulares, ovales, intus stellato-pilosi, sensim minores quam limbus perigonii (pars integra), 2,5 mm; stylus glaber, apice recurvatus, antheras vix superans; stigmate brevi; antherae subrotundatae, parvae, ter-quater minores quam lobi;

filamento longiori quam semi-anthera; discus subnullus, glaber; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 1,5 mm; pedicellus brevis, 1,5 mm.

Fructus immaturus ferrugineus; pedunculus, 3 mm; drupa, 7—9 mm longa.

Hab. Java. Ex no. 1829 Zollinger in H. M. P., in H. L. B. et in H. D. C.

Rem. L'*E. Zollingerii* Serv. se distingue facilement de l'*E. triflora* Roxb. et de l'*E. ferruginea* Rich., par la forme allongée de ses feuilles rappelant celle du Pêcher, mais il faut reconnaître que ces trois espèces sont voisines les unes des autres comme l'indiquent les caractères de leurs fleurs.

Elaeagnus rostrata Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 392 (1908).

Frutex; ramis inermibus; junioribus dense ferrugineis, veteribus fuscis nigrescentibus.

Folia papyracea, elliptica, basi rotundata, apice cuspidata, supra junioribus pubescentia ferruginea, veteribus glabra, maculis nonnullis parvis, luteis, ornata, subtus argentea squamis pallide ferrugineis dispersis praedita; nervi primarii, 8—9, ad marginem arcuati, inter hos nervos nervilli interjecti, elongati proxime ad marginem (una inter duos); petiolus canaliculatus, ferrugineus, 6 mm lg.; lamina, 70—80 mm longa, 25—28 mm lata.

Flores solitarii, pauci, 1—2 in ramulis brevissimis, breviores quam petiolus folii axillaris; limbus perigonii rufescens, subquadrangulatus, subprismaticus, parte integra leviter longiore quam lobi, 3 mm; lobi triangulares, apice acutissimi, intus glabri, 3 mm; stylus glaber, apice incurvatus, antheras vix superans, stigma quam dimidium longius styli; antherae ellipsoideae, longitudine $^1/_3$ loborum, sessiles, altius quam media parte affixae; discus glaber, haud prominens; tubus perigonii ellipsoideus, ferrugineus, 2 mm; pedicellus elongatus, 4—10 mm.

Fructus ignotus.

Hab. Java. Ex no. 44 Lobb in H. Del.

Rem. Parmi les caractères les plus distinctifs de cette espèce, citons la longueur du pédicelle floral et la forme caractéristique de la pointe des feuilles, allongée en une languette étroite, obtuse à son extrémité.

Elaeagnus latifolia L.

Linné: Sp. Pl. 177 (1753). Richard: Mon. des Eléagnées in Mém. de la Soc. d'Hre. nat. de Paris, tome 1er (1823). Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 610 no. 3 (1857) et in Linnaea XXX, p. 337 (1860). Maxim.: Ind. Fl. Pek. in Prim. Fl. Am. p. 477 et in Mél. biol. VII, p. 560 (1870). Hooker: Fl. Brit. Ind. V, p. 202 (1886). D. Brandis: Indian Trees, p. 546 (1906).

Syn.: α *Elaeachnus foliis oblongis acuminatis, maculatis* Burman: Thes. Zeylan. p. 92, t. 39 (1737). β *Elaeachnus foliis rotundis maculatis* Burman, loc. cit. *Olea sylvestris zeylanica argenteo folio:* Plukn. alm. p. 269 ex Burman, loc. cit. *Zyzyphus zeylanica argentea spinis carens* Herm.: Prodr. p. 386 ex Burman, loc. cit. *Zyzyphus zeylanica argentea, mali cotonei folio* Roy.: Dendr. p. 44 ex Burman loc. cit. *E. indicus* in H. Del.

Excl. syn.: (*E. angustifolia* Blanco; *E. arborea* Roxb.; *E. argentea* Colla; *E. armata* Buch Ham.; *E. Breyniastrum* Fish.; *E. conferta* Roxb.; *E. Cumingii* Schlecht.; *E. elliptica* Heyne; *E. ferruginea* Richard; *E. grandifolia* Boj.; *E. Gussoni* Gasparr.; *E. kologa* Schlecht.; *E. macrophylla* Wall.; *E. nepalensis* Salm Dyck; *E. punctata* Schlecht.; *E. Simonii* Carrière; *E. spadicea* Savi; *E. Thwaitesii* Schlecht.; *E. tifliensis* Fish. et Vis.; *E. triflora* Roxb.; *E. Wallichiana* Schlecht. ex Kew Index (1893).

Frutex; ramis erectis, inermibus vel subspinescentibus, spinis, 1—1,5 cm, pallide luteis in primo anno, postea cinereis, glabris, fuscis; gemmis argenteis.

Folia perennia, membranacea, oblonga, apice acuta, basi attenuata, supra glabra, lutescentia (in sicco), saepe cum multis maculis purpurascentibus vel luteis rubescentibus, 1—15 mm longis, subtus cinereo-argentea; junioribus utrinque argentea; margine regulari; nervi primarii, 5—6, tenuia, recta, parum prominentia in pagina inferiore; petiolus sulcatus, gracilis, 9—10 mm longus; limbus, 60—70 mm longus, 24—30 mm latus.

Flores solitarii, subsessiles, erecti, dense argenteo-lepidoti in ramulis brevissimis siti; limbus perigonii ellipsoideus, elongatus, ad basim parum inflatus, haud ter longior quam latus; lobi breves, triangulares, ovati, acuti, subglabri, intus pilis nonnullis conspersis, breviores quam tertia pars limbi perigonii vel aequales; stylus rectus, pubescens, apice subincurvatus, antheras superans, stigma tertiam partem styli aequans; antherae rotundatae, cordatae, subsessiles, medio aflixae; discus haud prominens, valde pilosus ad basim limbi perigonii intumescens; tubus perigonii ellipsoideus, 1,5 mm longus; pedicellus brevis, 1,5 mm; lobi, 1—1,5 mm; limbus perigonii, pars integra, 5,5—6 mm.

Fructus rotundatus, rubescens.

Hab. Ceylan, India merid. Ex specimen Burman: „Elaeachnus foliis oblongis acuminatis maculatis Ceylan" in Herb. Del.; *E. latifolia* de l'Herb. Royen in H. D. C.; *E. indicus* in H. Del.; no. 351 in H. L. B. (Ceylan).

Rem. Nous n'avons pas retrouvé le spécimen original de Burman, de la forme „α E. foliis rotundatis maculatis" de sorte que nous ne savons pas exactement à quelle plante cette dénomination a été appliquée.

Elaeagnus indica Servettaz, sp. nov.

Servettaz: Note préliminaire sur la Syst. des Eléagnacées in Bull. Herb. Boissier, 2ème série, t. VIII, p. 393 (1908).

Frutex, inermis; ramis tenuibus, teretibus, inermibus, pallidis luteis vel cinereis, viridibus, valde obliquis.

Folia perennia, papyracea, parva, lanceolata, utrinque acuta, longe acuminata, supra viridia, glabra, haud maculata, juniora argentea, subtus valde argentea; margine irregularia, non laevi; nervi primarii, 5—6, tenues, recti, sub angulo 45° divergentes, parum utrinque conspicui; nervo medio subtus valde prominente et ut limbus argenteo; petiolus tenuis, canaliculatus, elongatus, 6—10 mm; limbus, 30—50 mm longus, 10—27 mm latus.

Flores solitarii, in axilla parvarum bractearum; 3—4, saepissime 1, in ramulis tenuibus, brevissimis, quam petiolus folii axillaris brevioribus; limbus perigonii albo-luteus, argenteus, ellipsoideus, elongatus, saepe incurvatus; lobi anguste triangulares, breves, intus cum nonnullis pilis; stylus circiter decem pilis basi praeditus, apice levissime incurvatus, antheras superans; antherae cordiformes, parvae, subsessiles, ter breviores quam lobi; discus haud prominens, minutis pilis nonnullis conspersus; tubus perigonii ellipsoideus, albus, 2—3 mm lg.; pedicellus albus, 1,5 mm lg.; lobi, 2—3 mm lg.; limbus perigonii, pars integra, 4—7 mm lg.

Fructus ignotus.

Hab. Peninsula Indiae orientalis. Ex no. 2498 Wight in H. L. B. (no. 70), in H. b. B. (no. 163); no. 2500 Wight in H. L. B. (no. 71), in H. M. P., in H. b. B. (no. 162).

Elaeagnus Thwaitesii Schlecht.

Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 611, no. 6 (1857) et in Linnaea XXX, p. 365 (1860) et in Linnaea XXXII, p. 303 (1862). Syn.: *Eleagnus foliis firmis basi rotundatis, subtus ferrugineo leprosis*, Thwaites: Enum. Plant. Zeyl. (1864).

Frutex; ramis inermibus; junioribus rubescentibus, veteribus fuscis cinereis.

Folia perennia, valde coriacea, late ovalia, basi rotundata, apice leviter et obtuse acuminata; margine integra et regularia, supra viridia, primum lepidibus ferrugineis adspersa dein evanescentia, punctata et interdum maculis parvis fusco-viridibus picta, subtus plus minus pallide cupreo-rubescentia, nitentia; nervi primarii, 2—3, curvilinearia, longe apice recurvata, supra impressa et valde prominentia; inter duos nervos primarios, nervilli interjecti, 1—2; petiolus elongatus, profunde canaliculatus, 14—16 mm; limbus, 70—78 mm longus, 46—50 mm latus.

Flores parvi, nutantes, subsessiles, in ramulis brevissimis, solitarii, 1—2 in singulo ramo, autumno nascentibus; limbus perigonii urceolatus, cupreo-rubescens, basi late dilatatus; lobi angusti, brevissimi et intus dense squamis magnis tecti; stylus crassiusculus, sinuosus, et apice attenuatus, latus, crassus et basi valde hirsutus, maxima parte glaber, stigmate brevi et antheras superante; antherae ovoideae subsessiles, media parte affixae; disco haud prominente, pilis nonnullis circum stylum praeditus; tubus perigonii subellipsoideus, 2 mm; pedicellus brevissimus, 1 mm; limbus perigonii (pars integra), 3—3,5 mm; lobi, 1,5 mm.

Fructus ellipsoideus, cupreo-coloratus, reliquo periantho adhaerens, 14 mm longus; pedunculo 6 mm lg.

Hab. Ceylan, ex no. 2724 Thwaites in H. M. P., in H. B., in H. D. C., in H. b. B. (no. 167). Très commun jusqu'à 5000 pieds à Ceylan (Thwaites).

Elaeagnus rotundifolia (Schlecht.) Servettaz, comb. nov.

Syn.: *E. latifolia β rotundifolia* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV (1857) et in Linnaea XXX, p. 337 (1860).

Frutex; ramis ferrugineis, pulverulentibus, inermibus, medulla rubescente.

Folia valde coriacea, perennia, ovata vel ovato-elliptica, apice obtusa, basi valde rotundata vel rarius attenuata, supra magnis maculis fusco-viridibus praedita, lobatis, 10—20 mm longis, elongatis sursum, glabra, supra nervos obsoletis pilis, subtus ferruginea et argentea lepidota, juvenilibus utrinque pilis rufescentibus tecta; nervi primarii, 3, subtus valde prominentes, supra impressi, valde incurvati, sub angulo 45^{0} divergentes, elongati usque ad apicem folii; petiolus ferrugineus rubescens, canaliculatus, lateribus acutis, saepe leviter tortus et basi incrassatus, 12—16 mm; limbus, 50—80 mm longus, 40—60 mm latus.

Flores solitarii, parvi, erecti, subsessiles, pallide ferruginei, in axilla brevium bractearum caducarum, 3—4 in ramulis brevissimis; limbus perigonii breve ellipsoideus; lobis triangularibus ovatis, apice obtusis, intus pilosis; longitudine dimidium limbi perigonii aequantes (pars integra); stylus subulatus, basi incrassatus, apice attenuatus et subincurvatus, dense pilosus, stigmate brevi et antheris infero; antherae ellipsoideae, elongatae, filamento bis breviores et ei mediae affixae; discus parum prominens, glaber; tubus perigonii conicus, napiformis, 2 mm; pedicellus brevis, 0,5—1 mm; limbus perigonii (pars integra) 3 mm; lobi, 2 mm.

Fructus subargenteus vel rufescens, ellipsoideus, elongatus, 15 mm longus; pedunculus, 6 mm lg.

Hab. Ceylan. Ex no. 2264 Thwaites in H. D. C., in H. M. P., in H. B. et in H. b. B.

Elaeagnus kologa Schlecht.

Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 611 (1857) et in Linnaea XXX, p. 356 (1860).

Syn.: *E. latifolia* L. Excl. syn. *E. edulis* Regel in Gartenflora (1879).

Frutex; ramis ferrugineis vel cinereis, inermibus, laevibus, flexuosis vel rugosis, nodosis, rigidis.

Folia coriacea vel subcoriacea, elliptica vel subrotundata, supra haud maculata vel rarius cum maculis parvis, subtus argentea vel ferrugineo-argentea; nervi primarii, 3—4, prominentes, valde incurvati ad apicem, magnitudinis variae secundum subspecies; limbus, 30—100 mm longus; 20—50 mm latus; petiolus, 1 cm longus.

Flores solitarii, saepe multi et subfasciculati, subsessiles, suberecti vel patentes; limbus perigonii plus minus urceolatus, latus, ferrugineus vel albus, lobis parvis late triangularibus; stylus pubescens, crassiusculus, antheras superans; antherae subsessiles, cordiformes; discus parum prominens, glaber vel pubescens; tubus perigonii subcylindricus, ferrugineus; pedicellus brevis.

Fructus ellipsoideus subcylindricus, argenteus vel rufescens, 17—19 mm longus; pedunculus, 7—8 mm lg.; nucleus membranaceus, anguste, octocostatus.

Hab. India. Dekkan.

1. Foliis maxime coriaceis; floribus globulosis, urceolatis, rubiginis colore in axilla juvenilium foliorum vel maximarum bractearum. Mts. Nilgherries. ssp. *eu-kologa* Servettaz.
Foliis coriaceis vel subcoriaceis; floribus albis haud urceolatis (2).

2. Foliis ellipticis elongatis, coriaceis; subtus argenteis vel ferrugineis; petiolo longiori quam 1 cm; ramis nodosis, brevibus; cortice valde rugoso; disco plus minus pubescente (3).
Foliis rotundatis, subcoriaceis, subtus semper virido-albicantibus; petiolo haud longiori quam 1 cm; ramis laevibus, elongatis; disco glabro (4).

3. Foliis margine regulari, subtus primo argenteis postea rubiginis colore. (Mahabuleskwa Hills). ssp. *Wightii* Servettaz.
Foliis crispato margine; subtus semper valde argenteis (Terra Canara). ssp. *Grisebachii* Servettaz.

4. Foliis immaculatis, 5—7 mm latis, 8—11 mm longis; limbus perigonii, 8—12 mm longo. ssp. *macrophylla* (Wall.) Serv.
Foliis cum parvis maculis rubescentibus, parum conspicuis, 3—5 mm latis; 4—6 mm longis; limbus perigonii, 8 mm haud attingente. ssp. *ceylanica* Servettaz.

E. kologa ssp. **eu-kologa** Servettaz.

Syn.: *E. kologa* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 611 (1857) et in Linnaea XXX, p. 365 (1860). *E. latifolia* L. *forma* Hohenacker, no. 976 in H. D. C.

Arbrisseau, de 4 à 6 mètres de hauteur; rameaux de couleur rouille, pulvérulents, rugueux, noueux, obliques, inermes.

Feuilles persistantes, très coriaces, ovales et plus ou moins arrondies, très obtuses à la pointe, parfois subcunéiformes à la base où la marge du limbe se raccorde insensiblement avec le bord tranchant du pétiole; marge entière, plane, parfois subrévolutée; le dessus verdâtre, glabre dans les feuilles adultes, mais recouvert de poils ferrugineux lorsque la feuille est jeune; le dessous revêtu d'écailles argentées et ferrugineuses entremêlées et de couleur d'autant plus foncée que la feuille est plus jeune; 4 nervures primaires imprimées à la face supérieure, proéminentes à la face inférieure, curvilignes, insérées sous un angle voisin de 45° et longuement prolongées vers la pointe de la feuille; entre 2 nervures primaires, 2—3 nervilles distinctes sur le recto seulement; pétiole très fort, aplati en dessus avec des bords tranchants, 6—8 mm; limbe, long. 30—60 mm; larg. 26—30 mm.

Fleurs solitaires, plus ou moins penchées, naissant à l'automne sur des rameaux courts, à l'aisselle de grosses bractées aciculées ou de jeunes feuilles arrondies, longues de 5—6 mm; limbe du périgone urcéolé, globuleux, ferrugineux, resserré au-dessous des lobes; long. de la partie entière, 4—5 mm; lobes petits en forme d'ogive très surbaissée, beaucoup plus larges que longs, tapissés sur la face interne de poils étoilés, long. 1,5—2 mm; tube du périgone subcylindrique, long. 2—3 mm; pédicelle court, 1—2 mm; style plus ou moins tordu, cylindrique, épais à la base, s'amincissant vers la pointe où il se réfléchit sur lui-même pour former une petite boucle, recouvert de quelques poils étoilés dans sa moitié inférieure; stigmate court se prolongeant sur un tiers de la longueur du style par une gouttière papilleuse et s'élevant au-dessus des anthères cordiformes, subsessiles, portées au-dessous du milieu de leur longueur par un filet court de forme pyramidale; disque non proéminent épaississant la base du limbe du périgone et présentant quelques poils étoilés dans la partie qui avoisine le style.

Fruit (induvie) ellipsoïde, subcylindrique, recouvert de poils argentés et roussâtres; noyau parcheminé avec 8 côtes étroites et peu proéminentes; long. de la drupe, 17—20 mm, du pédoncule, 7—8 mm.

Hab. Presqu'île hindoue. Mts. Nilagiri. Ex Perrottet in H. D. C. et in H. Del.; no. 29 Leschenault in H. D. C.; no. 976 Hohenacker in H. Del. et sub no. 379 et 380 in H. L. B.; Hooker in H. L. B., no. 353.

E. kologa ssp. **Wightii** Servettaz, ssp. nov.

Syn.: *E. latifolia* L. ex Wight: Icone Plantarum Indiae or. (1856). Excl. syn. *E. arborea* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 611, no. 7 (1857).

Rameaux inermes, ferrugineux.

Feuilles elliptiques, parfois ovales-arrondies, subcoriaces, verdâtres et glabres en dessus, argentées en dessous; les deux faces des jeunes feuilles recouvertes de poils argentés; marge très régulière, entière; 4—5 nervures primaires, curvilignes, séparées par de nombreuses nervilles intermédiaires (3—4), se prolongeant assez loin vers l'arcade marginale; pétiole large, canaliculé, 7—14 mm; limbe, long. 40—65 mm; larg. 24—40 mm.

Fleurs blanches, solitaires, dressées ou penchées, beaucoup moins urcéolées que dans ssp. *eu-kologa;* limbe du périgone allongé, globuleux à la base, environ 2 fois plus long que large; long de la partie entière, 7—8 mm; lobes, 2,5—3 mm; tube du périgone, 2 mm; pédicelle, 2—3 mm (le style et les anthères comme dans ssp. *eu-kologa*).

Fruit ellipsoïde, recouvert de poils argentés, long. 18 mm; larg. 8 mm; pédoncule 6 mm.

Hab. Presqu'île indoue. D'après le dessin de Wight in Ic. Plant. loc. cit.; le no. 2497 Wight in H. Kew, in H. B., in H. L. B (no. 374), in H. b. B. (no. 161) et d'après le no. 129 St. Ralph „Table Land Mahabuleskwa Hills in H. Del.".

E. kologa ssp. **Grisebachii** Servettaz, ssp. nov.

Rameaux noueux, courts, inermes, ferrugineux, rugueux.

Feuilles très coriaces, elliptiques, étroites, allongées, fortement atténuées à la base, obtuses à la pointe et un peu crispées sur les bords; la face supérieure glabre, verdâtre; la face inférieure argentée avec quelques gros poils ferrugineux particulièrement nombreux sur les nervures, lesquelles se trouvent dessinées en rouge; 4—5 nervures primaires, curvilignes; pétiole brunâtre, presque plat endessus, 7—8 mm; limbe, long. 60—80 mm, larg. 23—30 mm.

Fleurs blanches, groupées en fascicules serrés, de 6—8 fleurs, sur des rameaux demeurant très courts, à l'aisselle de bractées linéaires ne se développant pas en feuilles comme dans d'autres formes de l'*E. kologa*; limbe du périgone ovoïde, renflé dans le milieu; long. de la partie entière, 6—7 mm; tube du périgone, 2 mm; pédicelle, 1 mm; style très pubescent, non réfléchi sur lui-même à son extrémité; disque formant autour du style un anneau légèrement saillant et très pubescent.

Fruit inconnu.

Hab. Peninsule du Dekkan: Canara, Bjoere Puli, Coorg in sylvis. Ex no. 2323 Griseb. in H. D. C., in H. L. B. sub no. 336, in H. b. B. sub no. 158 et in H. B.

E. kologa ssp. **Wallichiana** Servettaz, comb. nov.

Syn.: *E. Wallichiana* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 612 (1857). *E. macrophylla* Wall. ex no. 812 Burman in H. D. C. *E. elegans* Burm. ex no. 621 Burman in H. D. C. *E. elliptica* Heyne ex no. 4028/a Wallich in H. Del. Excl. syn. *E. arborea* Roxb.

Arbuste; rameaux inermes, cylindriques, grêles, allongés, flexueux, à écorce lisse, d'un ferrugineux roussâtre, terminés par des bourgeons jaunâtres.

Feuilles membraneuses, persistantes, pouvant atteindre de grandes dimensions, ovales-elliptiques, très élargies vers le milieu de leur longueur, obtuses aux deux extrémités; le dessus verdâtre, couvert de poils argentés quand la feuille sort du bourgeon, puis glabre; le dessous très argenté, verdâtre, parfois avec quelques poils ferrugineux sur la nervure médiane; 4—5 nervures primaires curvilignes, légèrement saillantes à la face supérieure, mais très proéminentes à la face inférieure; entre 2 nervures primaires, 5—6 courtes nervilles assez distinctes sur le recto; pétiole canaliculé, 8—10 mm; limbe, long. 80—115 mm; larg. 50—75 mm.

Fleurs solitaires, subdressées, blanches, naissant à l'automne sur des ramules très courts, en groupes fasciculés de 5—6, à l'aisselle de bractées linéaires caduques; limbe du périgone ellipsoïde, renflé dans le milieu, long. de la partie entière, 8—10 mm; lobes courts, ovales, triangulaires, portant quelques poils étoilés sur leur face interne, long. 2 mm; tube du périgone, ellipsoïde, 2—3 mm; pédicelle, 1,5—2 mm; style épais et pubescent à la base, effilé et légèrement recourbé à la pointe, dépassant les anthères; anthères ellipsoïdes portées au-dessous du milieu de leur longueur par un

filet très court et élargi à sa base; disque formant un anneau saillant ne couvrant pas toute la base du limbe du périgone et plus ou moins pubescent.

Fruit (induvie) ellipsoïde, recouvert de poils jaune clair, long. 18 mm; pédoncule, 6 mm.

Hab. Péninsule hindoue. Ex no. 812 Burman (Hong-Dong) in H. D. C.; no. 621 Burman in H. D. C.; no. 4028/a, Wallich in H. Del. et in H. B.; no. 383 Hohenacker: „*E. arborea* Roxb. Incolis Beari-Gida. Fructu edulis. Prope urbem Mangalore", in H. L. B. sub no. 341 et in H. Del.; no. 2494 Wight in H. Kew, in H. L. B. (no. 73), in H. b. B. (no. 134, 164 et 176).

E. kologa ssp. **ceylanica** Servettaz, ssp. nov.

Syn.: *E. foliis rotundatis maculatis* Burman.? Thes. Zeyl. p. 92 (1737). *E. elliptica* Heyne ex. no. 4028/a Wall. in H. Del. *E. arborea* Schlecht. in D. C. Prodr. XIV, p. 611 (1857). *E. rotundifolia* Schlecht. (en partie) in D. C. Prodr. XIV (1857).

Cette sous-espèce est très voisine de ssp. *Wallichiana* et nous n'en donnerons que les caractères susceptibles de la faire distinguer de cette dernière plante.

Feuilles ovales-arrondies, portant souvent de petites macules brunâtres à la face supérieure; long. du limbe, 40—60 mm; larg. 24—45 mm.

Fleurs d'une long. totale de 7—8 mm (limbe du périgone et lobes); disque glabre.

Hab. Ceylan. Inde. Ex no. 2263 Thwaites in H. D. C.; no. 108 Walker in H. Del.; Gardner in H. M. P.; no. 159, 160, 168 (Madras) in H. b. B.; Hooker (Concan) sub no. 354 in H. L. B.

Elaeagnus pyriformis Hooker.

Hooker: Flora of British India, vol. V, p. 201 (1890).

Frutex; ramis squamis fusco rubescentibus tectis.

Folia perennia, oblonga vel elliptica, obtusa vel acuta, supra fusco rubescentia, in sicco, subtus subargentea, utrinque argentea juventute; petiolus, 3—5 mm longus; limbus, 50—70 mm longus.

Flores ignoti.

Fructus pyriformis, parvus, brevi pedicellatus, utrinque acutus, squamis rufis tectus; nucleus osseus, laevis, intus glaber; drupa, 5—7 mm longa.

Hab. Upper Assam. Mishmi Hills or the Lohits near Koondilak (Griffith) — (Traduit de l'anglais).

Rem. D'après Hooker, loc. cit., cette plante est tout-à-fait différente des autres espèces d'*Elaeagnus*. Il nous a été impossible de nous en procurer un spécimen, car d'après M. le Dr. Prain, Directeur du Jardin bot. de Kew, auquel nous nous sommes adressé, aucun voyageur depuis Griffith n'a pu pénétrer dans les contrées où elle vit (Assam supérieur) „à cause de l'intraitable sauvagerie de ses habitants".

Elaeagnus fasciculatus Griff.

Griffith: Notulae ad Plantas Asiaticas, Part. IV, Pl. 539, fig. II (1851).

Fruticosa, inermis; foliis lanceolatis mucronato-acuminatis, utrinque sed subtus dense lepidotis, subrepandis, integris ramulisque novellis argenteo lepidotis.

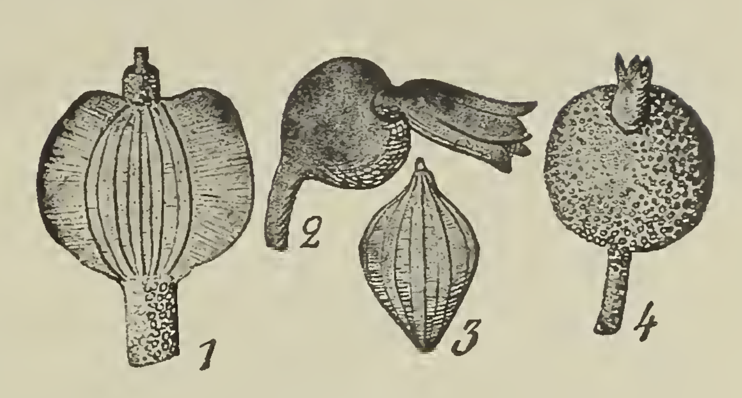


Fig. 14.

Elaeagnus fasciculatus Griffith — 1, coupe de l'induvie; 2, jeune fruit; 3, noyau de l'induvie; 4, fruit mûr (induvie). D'après *Griffith:* Not. pl. 539, fig. II.

Fructibus in pedicellis lepidotis aequantibus varie numero, aggregatis in axillis foliorum, vere racemosis, pedunculo brevissimo, tri-binati, globosis, apice depressis et quasi umbilicatis, sinu conum brevem exserente, rubris, lepidotis. Pericarp. calycis basin ampliato baccato adhaerente inclusum, obovato, turbinatum, utrinque conicum, cono supero stylum affingente, late sulcata lignea. Endocarpio tenuissimo, solubili imo partio cum semine separant, 1-loculare, 1-sperm. Semen erectum fere globulosum ex albuminosum obsolete sulcatum. Tegumentum unicum tenue e tegmentis 2 conflatis, quorum exterius membranaceum, tenuissimum, cellulis sinuosis, interius cellulosum. Raphe linearis nec prominula. Chalaza puncta apiculis brunnea. Radicula ovata, brevissima, crassa, infera ad hilum latus. Cotyledones raphe parallelae carnosae, plano-convexo, fere hémisphericae, basi emarginatae. Plumula diphylla, subviridis.

Hab. Assam-Burrumpootur.

Rem. Les dessins donnés par Griffith montrent que *E. fasciculatus* constitue une espèce d'*Elaeagnus* très différente de celles que nous connaissons, soit par la forme de sa fleur dont les lobes très allongés descendent jusqu'au voisinage de la partie du périgone qui enserre l'ovaire, soit par la forme aplatie et courte de son fruit, soit enfin par la forme globuleuse de son embryon.

Species exclusae.

1⁰ *Elaeagnus fusca* Hort.: L'Horticulteur universel, rédigé par Ch. Lemaire (1843). Dans sa description l'auteur dit: „Les rameaux de cette plante sont opposés, glanduleux. Je n'en ai pas encore vu la fleur". Il ne s'agit donc pas d'un *Elaeagnus,* plante dont les rameaux sont toujours isolés et couverts d'écailles.

2⁰ *Elaeagnus paraguayensis* Parodi: Contr. a la Flora del Paraguay (1878). La fleur de cette plante a un périgone à 5 divisions et ne possède que 2 étamines. L'espèce décrite par Parodi n'est pas un *Elaeagnus* et paraît être un *Reichenbachia.* Il n'y aurait donc pas d'*Elaeagnus* dans l'Amérique du Sud.

3⁰ *Elaeagnus undulata* Hort., ex Index Sem. Hort. Genuens (1855). L'*E. undulata* Hort. est une Composée: l'*Olearia Forsteri* ou *Eurybia Forsteri.* Cette plante est originaire de la Nouvelle

Hollande. Son port, son feuillage rappellent assez bien les *Elaeagnus* et l'erreur commise quant à sa détermination s'explique par le fait qu'elle ne fleurit que très rarement en Europe. Voir un spécimen de cette plante dans l'Herb. de la Faculté des Sciences de Montpellier.

Paléobotanique-Eléagnacées fossiles.

I. Liste des fossiles rapportés au genre Hippophae.

1° *Hippophae? striata* Ludwig: Fossile Pflanzen aus der ältesten Abteilung der Rheinisch-Wetterauer Tertiärformation (Palaeont. VIII, Lief. 3 u. 4 (1860); pl. XLIII, fig. 13 a, b, c; pl. XLIV, fig. 4). Ph. Schimper: Traité de Paléontologie végétale, t. II, p. 857 (1872). K. A. Zittel (Schenk): Handb. der Palaeont. II, pp. 573—668 (1889).

2° *Hippophae? dispersa* Ludwig: Fossile Pflanz. loc. cit. in Palaeont. VIII, Lief. 3 u. 4; pl. XLIII, fig. 14—18, 20. — Schimper, loc. cit. — K. A. Zittel, loc. cit.

3° *Hippophae rhamnoides* L., Nathorst: Förberedande meddelande om floran i några norrländska kalktuffer. Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar, no. 98, Bd. VII, p. 768, 773, 779 (1885) — Nathorst: Ytterligare om floran i kalktuffen oid Långsele i Dorotea socken. Geol. Fören. Förh., no. 99, Bd. VIII, p. 24—25 (1886) — G. Anderson: Om några växtfossil från Gothland. Geol. Fören. Förh., Bd. XVII, p. 45 (1895).

Rem. I. *Hippophae? striata* Ludw. et *H. dispersa* Ludw. des lignites de la Wetterau sont représentés dans Pal. VIII (loc. cit.) par une feuille et par des graines, sans que rien d'ailleurs n'établisse la légitimité de la réunion de l'une et des autres sous le même nom spécifique [cf. *H. striata* Ludw. in loc. cit. pl. XLIII, fig. 13 (graines); pl. XLIV, fig. 4 (feuille). — *H. dispersa* Ludw. in loc. cit. fig. 14, 14 a (feuille); fig. 15—18, 20 (graines)].

Passons donc successivement en revue 1° les graines; 2° les feuilles de ces deux espèces fossiles.

Graines. Ludwig (loc. cit.) a reconnu lui-même que les graines de l'*H. dispersa* étaient identiques au *Folliculites kaltennordheimensis* Zenk.; d'autre part. O. Heer[1]) donne la synonymie: *Folliculites kaltennordheimensis* Zenk. = *Carpolithes kaltennordheimensis* Heer = *Carpolithes* Sternberg = *Pinus rhabdosperma* Heer; enfin dans K. A. Zittel: Handb. loc. cit., Schenk, paraissant faire abstraction des feuilles figurées par Ludwig, indique que: *H. dispersa* Ludw. = *Foll. kaltennordheimensis* Zenk. = *Carpolithes Websteri*.

Si l'on examine les graines de l'*Hippophae dispersa* Ludw. (pourvues d'une caroncule), ainsi que les graines de l'*H. striata* Ludw. lesquelles sont striées longitudinalement, oblongues et

[1]) O. Heer: Tl. tertiara Helvetiae, pl. XXI, fig. 14 et pl. CXLI, fig 68, 69 (1855).

atténuées aux deux extrémités (fig. 15) il paraît évident que ces fossiles ne sauraient être attribués au genre *Hippophae.* Au surplus, on sait que les *Folliculites* ont maintenant trouvé leur place, depuis que Keilhach, en 1896, a reconnu que le *Folliculites carinatus,* des tourbes interglaciaires du Nord de l'Allemagne, n'était autre chose que les graines du *Stratiotes aloides.*

En conséquence, *Folliculites kaltennordheimensis* Zenk. (du Tertiaire) = *Hippophae dispersa* Ludw. doit revenir au genre *Stratiotes,* auquel genre il faut aussi très vraisemblablement rattacher l'*H. striata* Ludw. (graines).

Feuilles. Quant aux feuilles des deux espèces d'*Hippophae*? fossiles de Ludwig, les dessins qu'en a donnés cet auteur montrent clairement qu'ils ne sauraient être attribués au genre *Hippophae.*



Fig. 15.

Eléagnacées fossiles? — 1—3, *Hippophae striata* Ludw. (fig. 13a, 13b, pl. XLIII et fig. 4, pl. XLIV in Ludwig: Foss. Pflanz.); 4—8, *H. dispersa* Ludw. (fig. 68, 69, pl. CXLI in Heer: Fl. tert. Helv. et fig. 14a, pl. XLIII in Ludwig: Foss. Pflanz.); 9—10, *Elaeagnus arcticus* Heer (fig. 5, 6; pl. III in Heer: Fl. f. arctica); 11, 11c, 11b, *Eleagnites campanulatus* Heer (fig. 11, 11c, 11b, pl XII in Heer: Die Miocene Fl.); 12, 14, *Elaeagnus acuminatus* Heer (fig. 16 et 18, pl. XCVII in Heer: Fl. tert. Helvet.); 13, *E. acuminatus* Weber (fig. 13, pl. XX in Weber: Tert. flora).

En effet, ces feuilles sont bien différentes par leur forme et leur nervation de celles des *Hippophae* actuels, comme on peut aisément s'en convaincre par l'examen des no. 3, 8, fig. 15.

La feuille de l'*H. striata* Ludw. (no. 3) ressemble beaucoup à *Pimelea crassipes* Heer, fig. 352, no. 16 in K. A. Zittel: Pal. II, p. 647 et *H. dispersa* Ludw. (no. 8) rappelle assez bien les feuilles de *Cornus sanguinea* L.

II. Les spécimens décrits sous le nom d'*Hippophae rhamnoides* L. par Nathorst, loc. cit. (tufs calcaires quaternaires de Raftkälen, Norrland, Langselle i Dorotea) et par Anderson, loc. cit. (nagra wäxt fossile frän Gothland) n'ont pas été représentés et nous ne pouvons discuter leur détermination, mais ces deux auteurs sont de trop sûrs et trop compétents observateurs pour qu'il y ait quelque doute à ce sujet.

II. Liste des fossiles rapportés au genre Elaeagnus.

1° *Elaeagnus acuminatus* O. Weber: Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation in Palaeontographica, II, Lief. 4 (1851) u. 5, p. 185 (1852),

Taf. XX, fig. 13. — Heer: Flora tertiara Helvetiae, Bd. II, p. 94, Taf. XCVII, fig. 16—18 (1855). Schimper: Traité de Pal. végét. II, p. 858 (1872). H. Engelhardt: Über die fossilen Pflanzen des Süßwassersandsteins von Grasseth. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pflanzen Böhmens (1881). Nov. Acta d. K. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher, XLIII, no. 4, p. 305, pl. IX, fig. 18 (fragment de feuille). Pilar: Fl. fossilis susedana, p. 72 (sans fig.). Agram (1883). Schenk in K. A. Zittel: Handb. der Pal. fig. 352, no. 8, p. 647 (1889). R. Keller: Beiträge zur Tertiärflora des Kantons St. Gallen (1894—1895), p. 313, Taf. XI, no. 9. Grütli: leg. Lehrer Ludwig.

2° *Elaeagnus arcticus* Heer: Fl. fossilis arctica. Nachträge zur miocenen Flora Grönlands, enthaltend die von der schwedischen Expedition im Sommer 1870 gesammelten miocenen Pflanzen. Stockholm (1874), p. 11, pl. III, fig. 5, 6.

3° *Eleagnites campanulatus* Heer: Die miocene Flora und Flora Spitzbergens, p. 58, pl. XII, fig. 11, 11 b et 11 c (1870).

4° *Elaeagnus inaequalix* Lesquereux: Amer. Journ. tei. XXVII, p. 364 (1859). The lignitic Formation and its fossil Flora. Ann. Rep. U. S. Geol. and Geogr. surv. of the Territories, for the year 1873 (1874), p. 365—425 (à la page 381 „*E. inaequalix*, Mississippi"). J. M. Safford: Geology of Tennessee, p. 428, pl. K. fig. 7 (1869) „Pleistocène? Tomerville, Fayette County, Tennessee". Knowlton: Cat. des pl. crét. et tert. d'Amérique, in Bull. U. G. S., no. 152.

Rem. I. O. Weber (1852) a le premier donné le nom de *Elaeagnus acuminatus* à une empreinte foliaire du tertiaire de Bonn et d'Oeningen (in conglomeratis trachyticis ad Ofenkaule) dont la forme générale et la nervation rappellent *E. acuminatus* Link et davantage encore, suivant nous, *E. pungens* ssp. *reflexa* (Morr. et Dcne.) Servettaz (fig. 15, 13), mais ces caractères nous paraissent cependant insuffisants pour conclure qu'il s'agit bien d'un *Elaeagnus* tant que l'on n'aura pas retrouvé quelque trace des poils écailleux qui recouvrent toujours la face inférieure des feuilles des plantes de ce genre.

En 1855, Heer, dans Flora tert. Helvet. fig. 16, 17, 18, loc. cit. a aussi représenté sous le nom de *E. acuminatus*, trois fragments de feuilles du gisement d'Oeningen, mais qui ne sont point identiques au fossile de Weber. La feuille de la fig. 16 s'en éloigne particulièrement en raison de la longueur de son pétiole, de son réseau de nervures, saillant et à larges mailles, et aussi par sa forme asymétrique qui d'après R. Keller, loc. cit. ne serait pas très différente de celle de *Diospyros anceps* (cf. fig. 15 nob., 12). Quant aux feuilles des fig. 17 et 18, on remarquera que les nervures primaires incurvées et longuement allongées vers la pointe de la feuille ne sont point semblables à celles que l'on observe chez les *Elaeagnus* de nos jours (cf. fig. 15 nob., 14). En 1894—1895, Keller (Beitr. pl. XI, fig. 9, loc. cit.) a aussi donné un dessin de l'*E. acuminatus* du tertiaire du Canton de St. Gall et il s'agit bien d'un spécimen identique à celui de O. Weber.

II. L'*Elaeagnites campanulatus* Heer (Tertiaire du Spitzberg) est représenté par une fleur campanulée, à périanthe simple et vide de traces d'organes reproducteurs. Sa forme générale (fig. 15,

11, 11 b, 11 c) est assez semblable à celle de la fleur de l'*E. hortensis* M. B. ou de l'*E. macrophylla* Thbg.; toutefois nous écarterons ce fossile car les lobes de son périanthe ont une nervation parallèle et aussi parce qu'il s'agit vraisemblablement d'une fleur mâle, les fleurs des *Elaeagnus* étant hermaphrodites et leurs lobes à nervation pennée.

III. L'*Elaeagnus arcticus* Heer (empreinte de la moitié d'un noyau) paraît bien être un *Elaeagnus* et il s'agit vraisemblablement du noyau de l'induvie de l'*E. hortensis* M. B. On sait en effet que ce noyau est dur, scléreux, soutenu par 8 côtes fibreuses longitudinales et par conséquent de fossilisation relativement facile. L'empreinte en question (fig. 15, no. 9 et 10), présente 3 côtes longitudinales, chacune d'apparence double, aussi Schenk, loc. cit. a-t-il émis l'idée que le nombre total des côtes devait être supérieur à 8, puisque 6 côtes sont visibles sur une face et que le fossile ne pourrait appartenir au genre *Elaeagnus*. Nous ne sommes point de l'avis de ce savant auteur, car nous avons remarqué que les côtes du noyau du fruit de *E. hortensis* M. B., quoique simples, paraissent souvent dédoublées par un sillon noirâtre longitudinal et qu'en orientant convenablement l'un de ces noyaux, on obtenait un aspect identique à celui du fossile de Heer.

Si l'*E. arcticus* Heer appartient bien au Miocène du Groenland (île Disco, Presqu'île Noursoak), comme l'*E. hortensis* M. B., avec lequel nous l'identifions, vit aujourd'hui sur les bords de la Mer Méditerranée et dans l'Asie moyenne, le retrait de cette espèce vers le Sud constituerait une nouvelle preuve du refroidissement progressif du globe terrestre à partir des temps tertiaires.

IV. L'*Elaeagnus inaequalix* Lesquereux (une feuille — Pleistocène? — Tomerville, Fayette County, Tennessee, Mississipi), suivant Lesquereux lui-même, ressemble à *E. acuminatus* Weber. Or, nous savons qu'il n'existe aujourd'hui qu'une seule espèce d'*Elaeagnus* dans l'Amérique du Nord: l'*E. argentea* Pursh. Les feuilles de cette espèce sont le plus souvent lancéolées comme celles de l'*E. inaequalix*, que nous n'avons pu observer, et l'on peut se demander s'il n'existe pas un lien de parenté très étroit entre ces deux espèces.

V. Après avoir examiné les dessins d'un certain nombre de fruits fossiles, nous estimons avec Schenk que quelques-uns d'entre eux, attribués au genre *Nyssa*, pourraient bien revenir au genre *Elaeagnus;* ainsi le fruit de *Nyssa aquatica* présente une similitude frappante avec celui de *E. multiflora* Thbg.; mais, pour conclure avec quelque certitude, il serait nécessaire d'étudier les spécimens originaux eux-mêmes.

VI. En définitive, dans l'état actuel de nos connaissances. 1° l'existence du genre *Hippophae* à l'époque tertiaire n'est pas démontrée; 2° nous ne connaissons aucune forme fossile du genre *Shepherdia*; 3° le genre *Elaeagnus* est représenté au Miocène? par l'*E. arcticus* Heer et peut-être par l'*E. acuminatus* Weber, et au Pleistocène? par l'*E. inaequalix* Lesq.?

Résumé de la „Première partie“.

En résumé:

I. La famille des Eléagnacées est bien réduite aux 3 genres: *Hippophae*, *Shepherdia* et *Elaeagnus*, les genres *Aextoxicon*, *Conuleum* et *Octarillum* devant être exclus.

II. Les genres *Hippophae* et *Shepherdia*, très voisins l'un de l'autre par l'ensemble de leurs caractères, et en particulier par la structure de leurs fruits (induvie) et par la dioïcité de leurs fleurs, forment un groupe bien défini constituant pour nous la tribu des *Hippophaées* que nous opposons à celle des *Eléagnées*, formée par le genre *Elaeagnus* (fruits drupacés et fleurs hermaphrodites.

III. Les espèces du genre *Shepherdia* sont remarquablement fixes; celles des genres *Hippophae* et *Elaeagnus* sont au contraire très polymorphes et nous avons dû fusionner un certain nombre d'espèces primitivement décrites comme distinctes. Ainsi, nous ramenons à une seule espèce: 1⁰ les différents *Hippophae*; 2⁰ *Elaeagnus umbellata* Thbg. et *E. parvifolia* Wall.; 3⁰ *E. pungens* Thbg., *E. Simoni* Car. et *E. reflexa* Morr. et Decne.; 4⁰ *E. rigida* Bl. et *E. triflora* Roxb.; 5⁰ *E. dendroidea* Schlecht., *E. javanica* Bl. et *E. conferta* Roxb., etc. Après élucidation de la synonymie, quelques espèces figurant sur Kew Index se sont également trouvées éliminées: *E. spadicea* Savi, *E. gonyanthes* Benth., *E. laetevirens* Lind., etc. Nous avons en outre complété cette réduction dans le nombre des espèces par l'exclusion (a) de formes classées à tort parmi les *Elaeagnus*: *E. paraguayensis* Parodi, *E. fusca* Pepin, *E. undulata* Hort., etc.; (b) des espèces dont nous ne connaissons que le nom: *E. cyanea* Ait., *E. dulcis* Roxb., *E. flava* Hort., etc.

Par contre, le nombre des espèces s'est trouvé accru de la façon suivante: les *Elaeagnus* de l'Inde ayant presque tous été réunis sous le nom de *E. latifolia* L., nous avons dû subdiviser cette espèce en plusieurs autres auxquelles sont venues s'adjoindre quelques espèces nouvelles provenant de récoltes encore non étudiées. La famille des Eléagnacées est donc en définitive composée: 1⁰ du genre *Hippophae* (1 espèce); 2⁰ du genre *Shepherdia* (3 espèces); 3⁰ du genre *Elaeagnus* (39 espèces).

IV. Le genre *Hippophae* s'étend à travers l'Europe et l'Asie, entre le 30⁰ et le 67⁰ de lat. sept.; d'après Köppen (55), la grande étendue de cette aire géographique s'expliquerait par la présence de l'*Hippophae rhamnoides* sur les bords des mers tertiaires avant l'époque des plissements alpins.

Le genre *Shepherdia* appartient à l'Amérique du nord et le genre *Elaeagnus* est condensé dans l'Asie orientale; on trouve cependant une espèce d'*Elaeagnus*: *E. hortensis* sur les bords de la mer Méditerranée, une autre, *E. triflora* en Australie et dans les Iles Néerlandaises, et une autre encore, *E. argentea* dans les régions septentrionales de l'Amérique.

L'étude de la distribution géographique de certaines espèces d'*Elaeagnus* donne lieu à des remarques qu'il est peut-être intéressant de rapprocher de l'histoire du globe; cependant, nous

devons nous souvenir que les graines des *Elaeagnus*, recouvertes du noyau de l'induvie desséchée, peuvent flotter sur l'eau, et reconnaître qu'en certains cas, la direction des courants marins pourrait fournir les explications que nous avons recherchées dans la configuration des anciennes terres.

1° La présence de l'*E. conferta* dans l'Inde et l'île Maurice appelle notre attention sur les relations qui auraient existé entre Madagascar et le sud de l'Asie, suivant l'opinion de nombreux géologues: de Lapparent (58), Matthews (64), Haug (50). On sait que le *continent australo-indo-malgache* de Haug, qui a dû commencer à se fractionner dès le Crétacé, aurait néanmoins laissé subsister, à en juger par les Dinosauriens, une communication entre l'Inde et Madagascar, communication qui n'aurait déjà plus existé à la fin de l'Eocène (Lemoine, 61).

2° L'existence de l'*E. argentea* au Canada semble témoigner d'une ancienne relation (tertiaire, néogène?) entre l'Asie septentrionale et l'Amérique du Nord.

3° L'absence de toute espèce d'*Elaeagnus* dans la Nouvelle Zélande — si ce fait est bien exact —, tandis que l'*E. triflora* végète en Australie, paraît singulière de prime abord et demande aussi à être expliquée: Viguier (110), dans ses Recherches sur la Classification des Araliacées, passe en revue les travaux de Ihering (53), Hutton (52), Ortmann (78), Beddard (6) sur les affinités de la faune et de la flore de la Nouvelle Zélande et, comme ces auteurs, conclut que les animaux et les plantes de cette île sont plus proches de ceux du Chili que de ceux de l'Australie. Ce fait s'expliquerait d'ailleurs par l'hypothèse d'un ancien *continent pacifique*, établie par Haug (50).

4° Le manque d'Eléagnacées en Afrique et dans l'Amérique du Sud caractériserait l'ancien *continent brasilo-éthiopique*, admis par tous les géologues.

V. Les caractères de la fleur comptent parmi les plus fixes et permettent de constituer des groupes d'espèces présentant entre elles de réelles affinités, ainsi que l'établissent dans leur ensemble nos observations morphologiques et anatomiques sur la famille des Eléagnacées. Il est en outre intéressant de constater que chacun de ces groupes correspond à une aire géographique bien délimitée, mais que les aires de deux groupes distincts peuvent se superposer en partie. L'état actuel de la science nous autorise à supposer que chaque groupe provient de l'évolution d'un type ancestral commun, sous l'action de causes diverses souvent difficiles à déterminer: influence du milieu, traumatismes, variations brusques, etc. Les mieux définis de ces groupements sont les suivants: (Nous leur donnons le nom de l'espèce la plus répandue ou la plus typique).

1° Groupe de l'*E. pungens*. — Fleurs tubuleuses; feuilles persistantes, coriaces (Chine-Japon): *E. pungens* Thbg.; *E. Henryi* Warb.; *E. lanceolata* Diels, *E. glabra* Thbg., *E. difficilis* Serv., *E. viridis* Serv., *E. Bockii* Diels. — Espèces affines: *E. macrophylla* Thbg., *E. Davidi* Fr., *E. Grijsii* Hance.

2º Groupe de l'*E. triflora* Roxb. — Fleurs dont le limbe du périgone est court, quadrangulaire ou subquadrangulaire et dont les lobes ont sensiblement la même longueur que la partie dilatée du limbe. Feuilles persistantes non coriaces (Iles de la Sonde, Australie, Malaisie, Iles Philippines): *E. triflora* Roxb., *E. ferruginea* Rich., *E. Cumingii* Schlecht., *E. Zollingeri* Serv., *E. rostrata* Serv., *E. Gaudichaudiana* Schlecht., *E. Schlechtendalii* Serv., *E. Gussoni* Gasp.

3º Groupe de l'*E. latifolia* L. — Fleurs solitaires dont le limbe du périgone est ellipsoïde et présente des lobes minuscules; style pubescent. Feuilles persistantes (Presqu'île indoue et île de Ceylan): *E. latifolia* Burm., *E. indica* Serv., *E. Thwaitesii* Schlecht., *E. rotundifolia* Schlecht., *E. kologa* Schlecht. — Espèces affines: *E. conferta* Roxb., E. *arborea* Roxb., *E. caudata* Schlecht. (Région de l'Himalaya).

4º Groupe de l'*E. Loureiri* Champ. — Fleurs très grandes campanulées en forme de gobelet. Feuilles persistantes, minces, de grande taille (Himalaya oriental. Ile de Hong-Kong): *E. Loureiri* Champ., *E. Griffithii* Serv.

5º Groupe de l'*E. hortensis* M. B. — Feuilles caduques, recouvertes sur les deux faces de poils argentés; fruits à noyaux très durs et épais: *E. hortensis* M. B. (Europe méridionale et Asie moyenne), *E. argentea* Pursh (Amérique du Nord).

6º Groupe de l'*E. umbellata* Thbg. — Feuilles caduques, glabres à la face supérieure, recouvertes de poils argentés sur leur face inférieure. Fleurs plus ou moins tubuleuses (Japon, Chine, île Formose): *E. umbellata* Thbg., *E. multiflora* Thbg., *E. Oldhami* Schlecht., *E. ovata* Serv., *E. Thunbergii* Serv.

Rem. Les aires géographiques que nous indiquons correspondent au groupe et non à chaque espèce en particulier. Les aires appartenant aux différentes espèces sont soit contiguës, soit superposées en totalité ou en partie comme il arrive pour celles des groupes.

VI. Les seules formes fossiles des Eléagnacées qui nous soient connues sont: *Hippophae rhamnoides* (L.) Nathorst, *E. arcticus* Heer, *E. acuminatus* Weber?, *E. inaequalix* Lesquereux?.

Deuxième partie.

Anatomie et Biologie.

Avec 140 figures dans le texte.

Chapitre I.

Germination et végétation de la plante adulte.

A. Genre Hippophae.

a) Germination de la graine.

On sait que les graines de l'*Hippophae rhamnoides* (fig. 1) sont ovoïdes, lisses, luisantes, d'une longueur de 4 à 6 mm, revêtues d'un spermoderme épais et très coriace, pourvues d'un embryon droit, charnu, contenant une notable quantité d'huile et entouré d'un albumen réduit à une seule assise de cellules, sauf au voisinage de la radicule où il peut en compter de 4 à 6.

Ces graines acquièrent leur pouvoir germinatif en même temps qu'elles atteignent leur complet développement et conservent ce pouvoir germinatif pendant trois années environ. Placées dans l'eau, les graines en bon état vont au fond, mais celles qui sont mauvaises surnagent le plus souvent.

Nous avons étudié leur germination en les plaçant, soit dans des sols différemment composés, soit plus commodément encore, pour certaines observations, dans des tubes à essais sur du coton hydrophile. Pour ce dernier mode de culture, nous nous sommes au préalable procuré un liquide nutritif en faisant macérer du terreau dans de l'eau. Au bout de quelques jours, on décante le liquide, on le filtre et on le stérilise par l'ébullition.

Ce liquide est ensuite placé en petites quantités dans des tubes à essais; on l'aère en y introduisant quelques fragments de fusain à dessiner (tubes et fusain sont passés à la flamme), puis on amène à son contact une bourre de coton hydrophile propre à recevoir les graines, lesquelles ont auparavant séjourné, pendant 24 heures environ, dans une solution de sulfate de cuivre

à 2 %; enfin, le haut du tube est fermé par un bouchon de coton très peu serré. Dans ces conditions, les cultures réussissent généralement bien, sans qu'il se développe de moisissures, et, si l'on a convenablement disposé les graines, les racines passent entre le coton et les parois du tube, de sorte qu'on peut facilement suivre leur développement.

Durée de la germination. La durée de la germination est très variable: elle dépend de la température, de la lumière, de l'aération, de la composition du liquide qui imbibe la graine, et très vraisemblablement aussi de son degré de maturité et de la saison.

Action de la température. Faute d'étuve à température fixe, nous n'avons pu étudier avec précision l'action de la température; mais, comme pour toutes le sautres graines, il existe une température minima au-dessous de laquelle la germination n'a pas lieu, une température optima pour laquelle la germination est plus rapide qu'à toute autre température et une température maxima au-dessus de laquelle la graine est tuée et ne germe plus.

Un lot de graines mises à germer dans des tubes, à l' obscurité, dans une chambre chauffée et dont la température a varié de 2° à 16° environ, a mis 5 semaines pour germer (apparition de la radicule), soit du 15 novembre au 25 décembre. Un autre lot disposé pour la germination, à la même époque, dans un local dont la température a varié de 1° à 6° environ, n'a pas germé de tout l'hiver; de même, les graines mises en terre à la fin de l'automne ne germent que vers le 15 avril (Savoie) et ne se montrent pas beaucoup plus avancées que celles que l'on sème vers la fin mars, lesquelles mettent environ 4 semaines pour germer. Une température de 6 à 9° semble donc nécessaire à la germination des graines de l'*Hippophae rhamnoides*. C'est en juin, par une température de 5° à 30°, que cette germination s'est effectuée dans le minimum de temps, soit dans 4 jours. A la même époque, des graines maintenues dans une cave à une température moyenne de 10 degrés, mettent environ 10 jours pour germer. La rapidité de la germination s'accélère donc avec une élévation de température, et on peut présumer que la température optima est voisine de 25° comme pour beaucoup d'autres plantes vivant sous notre climat.

Cette rapidité semble aussi dépendre de la saison ou du degré de maturité de la graine (formation des diastases); car, à température égale, elle paraît être plus grande en mai, par exemple, qu'en février ou mars; mais, pour apporter des renseignements suffisamment précis sur cette question, il nous aurait fallu une installation meilleure que celle dont nous avons disposé.

Action de la lumière. Nous avons constaté que la lumière apporte un retard à la germination (tubes exposés à la lumière diffuse et tubes recouverts de papier noir). Pour une durée de 5 semaines à l'obscurité, il a fallu 8 jours de plus aux graines exposées aux radiations lumineuses.

Action du liquide imbibant la graine. Pour étudier l'action des liquides imbibant la graine, il convient d'opérer à une température peu élevée: 12—18° (mars, septembre), afin que les différences présentées par les temps nécessaires aux germinations soient plus longues et, par suite, plus facilement mesurables.

Action de l'alcool. Ayant appris que quelques jardiniers du Chablais (Hte. Savoie) avaient coutume de faire séjourner certaines graines (ex. artichaut) dans du vin blanc pendant 2 ou 3 jours afin d'en hâter le développement, nous avons recherché quelle était l'influence de l'alcool sur la germination. Pour cela, nos tubes reçurent, les uns de l'eau pure, les autres de l'eau alcoolisée à 7 % (teneur moyenne en alcool des vins blancs de Savoie), mais nous n'eûmes pas à constater de différence dans la durée de la germination; cependant, nous ferons remarquer que les plantules alimentées par l'eau alcoolisée périrent lorsque la radicule eut atteint un demi-centimètre environ. Quant à la resistance particulière offerte à l'alcool par l'embryon inclus dans la graine, elle peut être expliquée par l'abondance de ses réserves oléagineuses. Mais nous devions aussi nous placer dans les conditions de la pratique horticole, et, de l'ensemble des expériences auxquelles nous nous sommes livré, il résulte qu'une macération des graines pendant 3 jours dans l'eau pure, l'eau alcoolisée à 7 % ou dans le vin blanc, accélère la germination, sans doute en ramollisant les téguments de la graine, car cette accélération est la même quel que soit le liquide employé, les liquides alcooliques offrant le seul avantage de s'opposer au développement des moisissures.

Action de l'acide chlorhydrique. Une dissolution contenant une goutte d'acide chlorhydrique du commerce pour 20 cm³ d'eau pure a fait gagner quelques jours sur le temps employé avec l'eau (essais de novembre-décembre). Rappelons à ce sujet que certains ferments (pepsine), n'agissent bien qu'en milieu acide.

Action de l'iode (une goutte de teinture d'iode dans 20 cm³ d'eau). La germination commence au bout de 5 semaines comme avec l'eau pure (germination de nov.-décembre), mais la radicule meurt aussitôt et l'hypocotyle continue seul à se développer; en le plaçant en terre on voit qu'il peut donner des racines adventives à sa base.

Action du chlore (une goutte d'eau de Javel concentrée dans 20 cm³ d'eau). La graine ne peut germer.

Action de l'acide acétique (une goutte d'acide acétique glacial dans 20 cm³ d'eau). La germination n'a pas lieu.

Action de l'air (oxygène). Les graines enfoncées de 5 à 6 cm dans un sol compact mettent très longtemps à germer, faute d'air, et un grand nombre d'entre elles pourrissent; du reste, la plantule ne peut atteindre son complet développement, n'ayant pas la force de repousser la couche de terre qui la recouvre: dans ces conditions, son hypocotyle se renfle, se tord, ne peut s'allonger et devient rapidement la proie des insectes ou des moisissures.

Pour que les graines de l'*Hippophae rhamnoides* se trouvent dans de bonnes conditions de germination, on doit donc les placer dans du sable humide et en les recouvrant à peine; c'est-à-dire en réalisant les conditions dans lesquelles elles sont généralement situées dans la nature (graines entraînées par les torrents et déposées par eux dans les sables qui bordent leurs rives). D'ailleurs, ce que nous savons de la digestion des réserves oléagineuses s'accorde parfaitement avec le besoin d'aération que nous venons de constater.

Action de la pulpe du fruit. La pulpe du fruit (faux-fruit) est très nuisible à la germination des graines, germination qu'elle empêche ou retarde notablement. Elle paraît agir en s'opposant à la pénétration de l'air et surtout en favorisant le développement de moisissures qui font périr la graine. Dans la nature, les fruits de l'*Hippophae rhamnoides* ne tombent pas à terre quand ils ont atteint leur maturité et demeurent sur l'arbuste pendant tout l'hiver. Comme leur pulpe est très aqueuse, celle-ci s'écoule à la moindre fissure produite dans l'épiderme (action de la gelée, du bec des oiseaux) et, vers le milieu du printemps, il ne reste plus, attachées aux branches, que des graines sèches entourées d'un ovaire membraneux et des lambeaux de l'épiderme de l'induvie. Ces graines tombent à terre sous l'action du vent et peuvent ainsi germer sans être gênées par la pulpe du fruit.

b) Développement de la plantule.

Voyons maintenant comment l'embryon donne peu à peu naissance à une jeune plante indépendante des réserves de la graine.

Le tégument de la graine (fig. 1, F), ramolli par l'eau qui l'imbibe, finit par céder aux poussées qui s'exercent à son intérieur et se déchire suivant 2 courtes fentes passant par le micropyle et suivant approximativement la ligne de séparation des deux cotylédons. La radicule, protégée par un manchon constitué par les quelques assises de cellules de l'albumen, s'insinue par l'ouverture ainsi produite et s'allonge verticalement de haut en bas. Au bout d'un jour, elle mesure environ 3 mm et elle atteint 6 mm vers la fin du 2ème jour (observations faites en juin, à 6 heures du matin sur des plantes cultivées dans des tubes). Le 3ème jour, elle a 10 mm et l'hypocotyle, long de 5 mm, soulève la graine. Celle-ci, par son poids, tend à rompre l'équilibre de la jeune plante, laquelle s'infléchit alors au niveau du collet (fig. 1, E, *3*) afin de maintenir une bonne station. Cette inflexion subsiste jusque dans la plante adulte et, en rapprochant du sol la base arquée de l'hypocotyle, elle semble favoriser en cette région le développement de racines adventives, racines dont la présence est particulièrement utile à la plante lorsque la racine principale vient à périr ainsi qu'il arrive très fréquemment.

Afin d'étudier le développement relatif des différentes régions de la jeune plante, nous avons marqué à l'encre grasse (fig. 1, G)

des divisions distantes de 1 mm sur une plantule de 3 jours, soit 5 divisions pour l'hypocotyle et 11 pour la racine: la 11ème division, région de la coiffe, n'ayant qu'un demi-millimètre.

La plante ayant été ainsi préparée, il nous a été facile, par des mensurations journalières, d'en suivre le développement pendant une durée de 27 jours. Nous rendrons compte de l'ensemble de nos observations en employant la méthode dite graphique (fig. 2); c'est-à-dire en construisant des courbes d'accroissement.

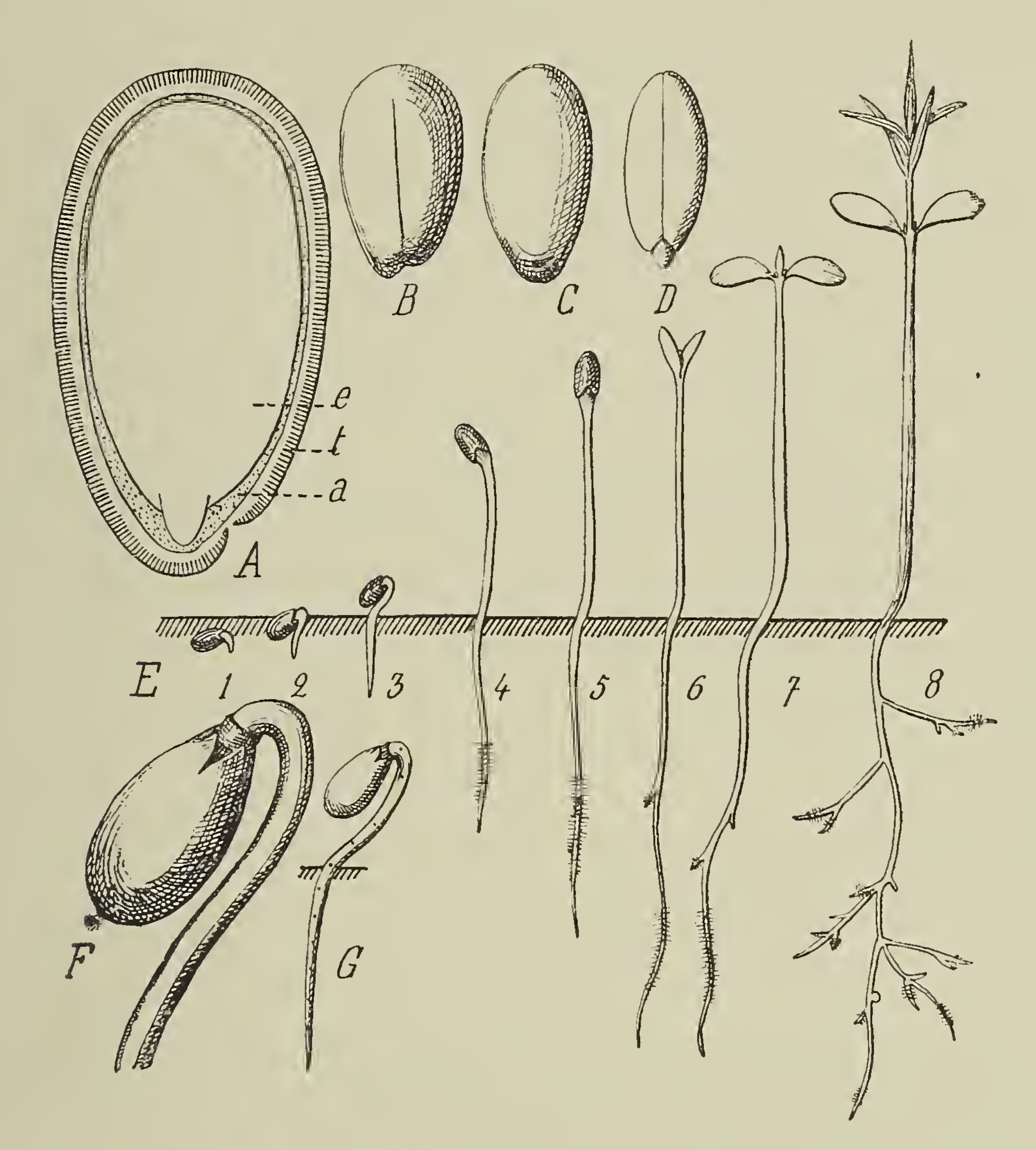


Fig. 1.
Germination de l'*Hippophae rhamnoides* — A, coupe longit. médiane de la graine; e, embryon; a, albumen; t, tégument; B et C, graine entière montrant le sillon latéral et le hile; D, embryon; E, différents stades de la germination de la graine; F, agrandissement de la fig. 3 de E; G, plantule préparée pour l'étude de son accroissement.

Après avoir divisé (fig. 2) une ligne c C en parties égales représentant les jours, nous avons donc élevé aux points de division des perpendiculaires sur lesquelles nous avons porté, pour chaque jour, en grandeurs réelles, au dessus de c C, les longueurs de l'hypocotyle, de ses divisions et de l'épicotyle, et au-dessous de c C, les longueurs concernant la racine; de sorte qu'en joignant les points correspondants on obtient différentes courbes d'accroissement. Ainsi la ligne h H marque l'accroissement de l'hypocotyle, la ligne r R celui de la racine, les lignes I—I'..... correspondent aux divisions de l'hypocotyle et les lignes V—V'..... à celles de la racine.

A l'inspection de ce graphique, on voit:

1⁰ que la racine s'accroît plus rapidement que l'hypocotyle jusqu'au 7ème jour de la germination et que l'inverse se produit ensuite du 7ème au 10ème jour, moment à partir duquel la croissance se ralentit beaucoup;

2⁰ que l'hypocotyle s'accroît surtout vers le haut dans la région située au-dessous des cotylédons;

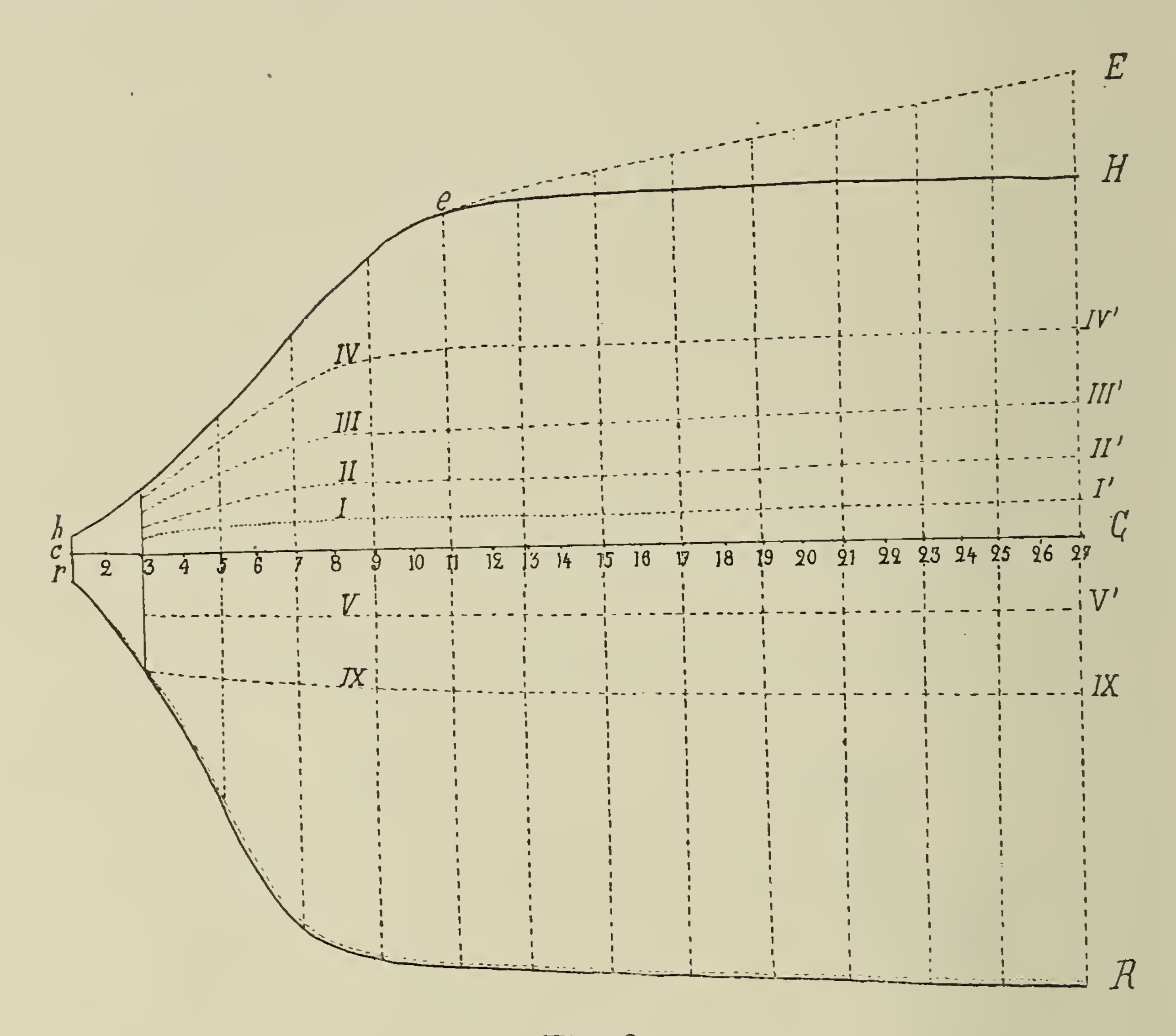


Fig. 2.

Courbes de croissance de la plantule de *Hippophae rhamnoides* — en abcisses, des longueurs proportionnelles au temps (2 jours, 3 jours); en ordonnées, des longueurs correspondant aux dimensions des différentes parties de la plantule; hH = courbe d'accroissement de l'axe hypocotylé; rR = courbe d'accroissement de la radicule; I—I', II—II', etc. = courbes d'accroissement des différentes régions de la tigelle et de la radicule, la tigelle ayant été divisée en 4 et la radicule en 10 parties égales; eE = courbe d'accroissement de l'axe épicotylé.

3⁰ que dans une racine de 10,5 mm, la croissance est presque uniquement localisée dans le millimètre situé au voisinage de la coiffe: au bout de 27 jours, ce millimètre est en effet devenu 22 fois plus grand, tandis que les 9 autres millimètres ne se sont agrandis que d'un millimètre à peine, dans leur ensemble;

4⁰ que l'épicotyle ne se développe activement qu'à partir du 12ème jour, c'est-à-dire en même temps qu'apparaissent de jeunes radicelles vers le haut de la racine.

A ces résultats, nous ajouterons:

1⁰ que la graine, d'abord placée dans une direction perpendiculaire à celle de l'hypocotyle, se redresse (fig. 1) et se place peu à peu dans son prolongement par un mouvement terminé vers le 5ème jour après l'apparition de la radicule;

2° que les cotylédons, glabres sur leurs deux faces, restent coiffés du tégument jusque vers le 8ème jour et qu'ils se dégagent peu à peu vers le bas;

3° que l'albumen de la graine n'est aucunement digéré. Cet albumen, comme nous le savons, tapisse l'intérieur du tégument et paraît protéger la radicule et les cotylédons contre toute écorchure pendant leur sortie au travers de l'enveloppe séminale (fig.1, F);

4° que les cotylédons verdissent et se dilatent à mesure qu'ils arrivent à la lumière. Lorsqu'ils ont atteint leur complet développement (fig. 1, *8*), ils sont ovales, glabres sur les deux faces, longs de 8 mm, larges de 4 mm, convexes en dessus, concaves en dessous et pourvus d'un pétiole de 2 mm de long, à l'aisselle duquel pousse un bourgeon très distinct. Ils s'amincissent en vieillissant et persistent jusqu'à l'apparition de la 8ème ou de la 9ème feuille;

5° que l'hypocotyle est glabre, tandis que l'épicotyle et les jeunes feuilles sont abondamment recouverts de poils écailleux et étoilés;

6° que les radicelles (fig. 1, *8*) semblent naître suivant 2 lignes opposées, mais qu'elles forment, en réalité, 4 rangées rapprochées 2 à 2 (mode diplostique), et que leur nombre est sensiblement proportionnel à celui des feuilles.

Accroissement de la plantule aux différentes heures de la journée. En suivant l'accroissement d'une plantule pour les différentes heures de la journée, on voit que cet accroissement subit un retard pendant la nuit, retard surtout imputable à l'affaiblissement de la température, car des plantules placées en permanence pendant quelques jours à l'obscurité s'accroissent plus rapidement, tout en demeurant plus grêles, que celles que l'on maintient à la lumière. Une plantule (fig. 3, II) mesurant à 6 h. du matin: hypocotyle, 6,5 mm; racine, 14 mm, avait à 6 heures du soir: hypocotyle, 7,5 mm; racine 17 mm, et à 6 heures le lendemain matin: hypocotyle, 8 mm; racine, 18 mm.

La croissance est donc nettement retardée pendant la nuit, ainsi que nous l'avons constaté pendant plusieurs jours consécutifs.

c) Végétation de la plante adulte.

1° Développement de la tige et des rameaux pendant la première année et les années suivantes.

Pour suivre le développement de la gemmule pendant le cours de la première année, les cultures en tubes ne peuvent évidemment convenir et il y a lieu de procéder à des semis en pleine terre ou dans des pots. Après de nombreux tâtonnements, nous avons eu la satisfaction de mener à bien ces cultures; mais il faut avoir soin de placer les graines dans du sable humide légèrement additionné de terreau en les recou-

vrant à peine, et aussi d'exposer les plantules en pleine lumière. Cette dernière condition est extrêmement importante et, faute de l'avoir remplie, nombre de nos premiers essais demeurèrent infructueux: les jeunes plantules se développaient normalement jusqu'à l'épanouissement des cotylédons, puis se flétrissaient peu à peu en commençant par la racine. Nous avions eu le tort d'oublier que l'*Hippophae rhamnoides* vit dans les îles graveleuses des torrents ou sur leurs berges et qu'il est par conséquent habitué à une vive insolation.

Disposition des feuilles. Les premières feuilles qui apparaissent sur l'épicotyle sont de même forme que celles qui garnissent les rameaux des plantes adultes; mais, elles sont opposées (fig. 1, *8*), tandis que les secondes sont isolées et disposées suivant le mode $^2/_5$. Le nombre des nœuds à feuilles opposées n'est pas constant et peut varier de 2 à 10 suivant les plantes.

Le passage entre les divergences $^1/_2$ et $^2/_5$ se fait ordinairement par des transitions ménagées et par une succession d'entrenœuds courts et d'entrenœuds allongés. Ainsi, en mesurant les entrenœuds d'une tige d'un an à partir de la région à feuilles opposées qui occupe sa base, on a la suite des nombres suivants: (longueurs exprimées en millimètres, o indiquant par conséquent des feuilles opposées) — 14 — 0 — 13 — 0 — 13 — 0 — 16 — 0 — 12 — 3 — 12 — 2 — 10 — 1,5 — 11 — 0 — 12 — 2 — 10 — 1,5 — 10 — 0 — 10 — 3 — 10 — 4 — 9 — 7 — 5 — 7 — 5 — 4 — 5 — 4 — 5 — 3 — 3 — 3,5 — 4 — 3,5 — 2 — 2 — 1,5 — 1. Pour une autre plante, nous avons: 11 — 0 — 6 — 0 — 3 — 0 — 4 — 7 — 6 — 7 — 6 — 13 — 3 — 14 — 7 — 8 — 7 — 6 — 7 — 3 — 4 — 6 — 6 — 6 — 6 — 7 — 5 — 6 — 6 — 4 — 5 — 4 — 5 — 4 — 4 — 6 — 4 — 4, etc. Remarquons en outre que les entrenœuds les plus longs se développent en été. Cette succession d'entrenœuds, alternativement longs et courts, avec variation dans l'angle de divergence des feuilles, se retrouve accidentellement sur certains rameaux des plantes adultes qui présentent, en quelques points, des feuilles et des rameaux opposés comme les *Shepherdia*. Il s'établit ainsi par la disposition des feuilles une première indication des affinités qui existent entre les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; affinités sur lesquelles nous aurons souvent l'occasion de revenir.

Accroissement le long d'un entrenœud. Sur un entrenœud jeune et en bonne voie de croissance, long de 4 mm, délimitons, par exemple, au moyen de points marqués à l'encre, 4 divisions longues de 1 mm. Au bout de 8 à 10 jours, l'allongement de cet entrenœud est terminé et l'on constate que les divisions, d'abord égales, mesurent de haut en bas, 6 — 4 — 3 et 1,5 mm; c'est donc dans leur partie supérieure (mode basifuge) que s'accroissent surtout les entrenœuds.

En portant comme abcisses (fig. 3, I), des longueurs proportionnelles aux distances du sommet de l'entrenœud au milieu des divisions primitives et, comme ordonnées, des longueurs proportionnelles aux accroissements définitifs, on obtient la courbe de la fig. 3; elle représente la croissance de l'entrenœud en fonction

de la distance de ses différents points au sommet. C'est donc dans le tiers supérieur de l'entrenœud que la croissance est maximum.

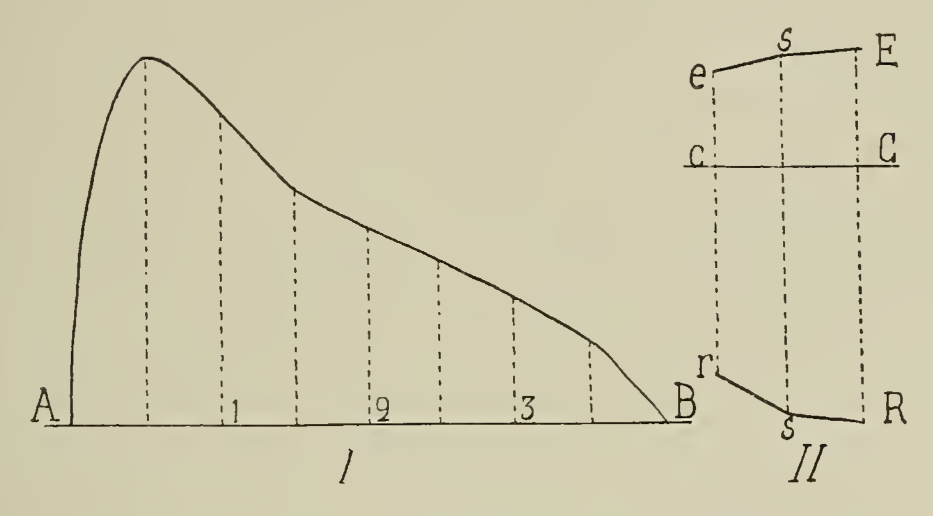


Fig. 3.

I, Courbe des accroissements intercalaires d'un entrenœud de la tige de *Hippophae rhamnoides* — en abcisses, des long. proportionnelles aux distances au sommet de l'entrenœud; en ordonnées, des dimensions proportionnelles aux accroissements des différentes zones. II, Courbes d'accroissement d'une plantule pendant 24 h. heures, à partir de 6 h du matin; eE, de la tigelle; rR, de la radicule; s, à 6 heures du soir.

Ramification de la tige. Vers la fin de la première année, la tige a de 35 à 45 cm de longueur et paraît couchée au niveau du sol (fig. 4, I) par exagération de la courbure que nous avons déjà signalée à la base de l'hypocotyle, exagération provoquée par un héliotropisme très prononcé des jeunes plantules. Les bourgeons de cette région recourbée, surtout ceux qui regardent le haut, se développent activement vers la fin septembre et la base des tiges se trouve bientôt garnie d'une touffe de jeunes pousses qui contribueront à donner un aspect broussailleux à la plante dès l'année suivante. La tige d'un an porte en outre, çà



Fig. 4.

I, Mode de végétation de *Hippophae rhamnoides* (schéma). II, Nodosités radiculaires. III, Rameau de *H. rhamnoides* ssp. *thibetana* Serv. (Adaptation au climat des hauts plateaux du Thibet: rabougrissement et formation de brindilles.)

et là, des branches dont les plus allongées sont insérées vers sa mi-longueur et atteignent de 10 à 15 cm; celles qui avoisinent son extrémité sont très courtes et fréquemment terminées par

une pointe épineuse très aiguë. Le bourgeon terminal de la plante peut lui-même se transformer en épine (fig. 5), mais il meurt souvent d'autre façon. En effet, il ne se recouvre jamais d'écailles comme ceux d'un Marronnier ou d'un Poirier, par exemple, et il continue à végéter en donnant des feuilles normales jusqu'au moment où il est surpris et détruit par la gelée; dans les régions alpines, il est rare qu'il échappe à cette cause de destruction. Enfin, dans d'autres cas (fig. 12), leur développement est arrêté par les piqûres d'un puceron, l'*Eriophyes Hippophaenus* Nal. Quoi qu'il en soit, les bourgeons terminaux des branches de l'*Hippophae rhamnoides* cessent ordinairement de fonctionner au bout d'un an de végétation et sont remplacés au printemps suivant par deux ou trois des bourgeons latéraux les plus voisins. Ceux-ci se développent activement et assurent l'allongement des branches, lesquelles se trouvent ainsi formées de rameaux sympodiques (fig. 4, I), disposés de façon à simuler des cymes bi ou tri-chotomiques. Ces rameaux de remplacement faisant un angle de 25 à 35° avec le rameau principal qui les porte, on conçoit aisément comment l'arbuste arrive à prendre un port arrondi et très buissonnant. A l'automne, après la chute des feuilles, les bourgeons situés latéralement sur les rameaux sont recouverts de grosses écailles brunâtres et grossissent sans interruption pendant tout l'hiver. Les bourgeons des plantes mâles (fig. 7, *1*) se distinguent de ceux des plantes femelles par leur taille qui est plus grosse et par leur forme qui est plus globuleuse. Ils se développent rapidement dès les premiers beaux jours du printemps, et prennent alors l'aspect de petits cônes pyramidaux (fig. 7, *2*), formés d'un axe autour duquel sont rangés, suivant le mode $^2/_5$, de courtes et larges bractées caduques, à l'aisselle desquelles se développent solitairement de 4 à 6 fleurs mâles. Ces ramules continuent ensuite à s'allonger et donnent des pousses feuillées dont le bourgeon terminal est destiné à s'atrophier vers la fin de l'année. Les bourgeons à fleurs femelles (fig. 8, *1*), quoique un peu plus tardifs, se développent comme ceux des plantes mâles. Il naît de 10 à 12 fleurs femelles, solitaires, vers la base des rameaux; leurs bractées ne demeurent pas courtes comme celles des fleurs mâles et prennent la forme et les dimensions des feuilles ordinaires. Les nouvelles pousses feuillées, qu'il s'agisse d'un sujet mâle ou d'un sujet femelle, sont d'autant plus grêles qu'elles sont plus voisines de la base du rameau, et un certain nombre d'entre elles peuvent se transformer en robustes épines.

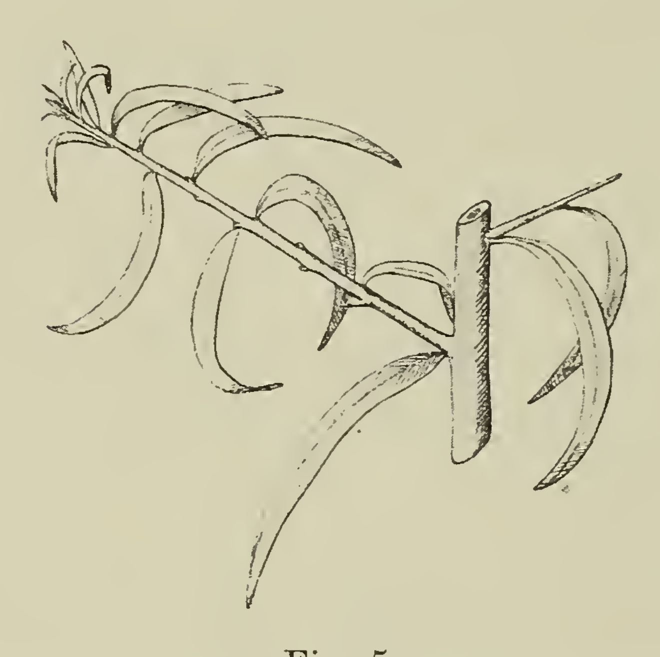


Fig. 5.
Rameaux spinescents de l'*Hippophae rhamnoides*. On peut remarquer la succession d'entre-nœuds alternativement longs et courts.

Celles-ci, quand elles sont chargées de fruits à leur base, sont plus ténues que celles qui n'en portent pas, car une grande partie de la nourriture qu'elles reçoivent est employée à la formation de ces fruits.

Spinescence des rameaux. Influence du milieu sur la tige.

La spinescence des rameaux, propre à protéger la plante contre les animaux herbivores, nous paraît dépendre d'une façon essentielle de l'action du milieu. En effet, si les *Hippophae* qui bordent les cours d'eaux alpins sont armés de fortes et nombreuses épines (fig. 5), il n'est pas rare, par contre, de rencontrer dans les jardins où ils sont parfois cultivés pour l'effet ornemental de leur feuillage argenté et de leurs fruits rouges, des *Hippophae* presque totalement inermes. Un sol riche, toujours frais, diminue donc la spinescence, tandis qu'un terrain aride la développe, et d'autant plus qu'il est plus pauvre et plus sec. Ce résultat étant bien acquis, il devient évident qu'on ne peut maintenir au rang d'espèces des formes dont les caractères distinctifs reposent sur la présence ou l'absence d'épines; aussi avons-nous réuni l'*Hippophae salicifolia* Don, à l'*H. rhamnoides* L., car cette première plante, aux rameaux fréquemment inermes et allongés, nous a paru être une forme de l'*H. rhamnoides* L. adaptée au climat chaud et humide du versant méridional de l'Himalaya.

De même, il est reconnu que l'altitude jointe à la sécheresse frappe les plantes de nanisme, et nous considérons l'*Hippophae thibetana* Schlecht. comme une autre forme de l'*H. rhamnoides* L. adaptée aux conditions climatériques des hauts plateaux du Thibet (alt. de 4000 à 4800 m). Cette plante rabougrie est hérissée de fines épines et encombrée de brindilles mortes qui sont une conséquence de son mode de résistance au froid. En effet, la plupart des ramules poussent pendant les grands froids de l'hiver et la vie persiste dans des bourgeons situés à leur base. Ces bourgeons se développent au printemps suivant et donnent naissance à de nouveaux rameaux destinés à périr à leur tour, de sorte qu'il finit par se former des touffes de brindilles donnant à la plante son aspect caractéristique.

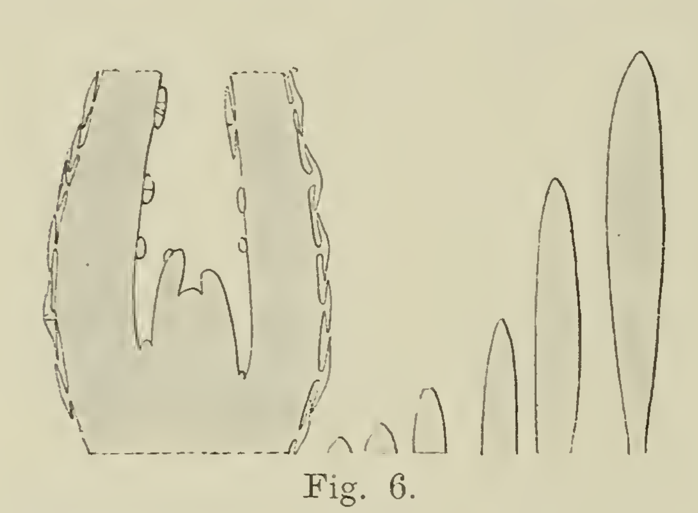
Blanchiment des tiges. Vers la fin de leur première année, les tiges de l'*Hippophae rhamnoides*, d'abord verdâtres, puis roussâtres, prennent un aspect blanc-argenté luisant. Ce blanchiment se fait simultanément sur tout le pourtour de la tige lorsqu'elle végète isolément au milieu des graviers, c'est-à-dire quand elle reçoit également de tous côtés une grande quantité de lumière par réflexion, mais il commence du côté le plus exposé au soleil lorsque l'éclairement est inégal. Nous nous sommes assuré par l'observation et l'expérience que la radiation lumineuse était bien la cause efficiente de ce changement de coloration. On sait en effet que les jeunes tiges de l'*H. rhamnoides* sont revêtues de nombreux poils écailleux superposés en 4—5 couches pressées les unes contre les autres. Ces poils, d'abord incolores et vivants,

se chargent ensuite de produits bruns et meurent. Les tiges ont alors un aspect ferrugineux et rugueux. Peu à peu, sous l'action du soleil, les poils sont décolorés, se dessèchent, se remplissent d'air et blanchissent, en même temps qu'ils se tassent fortement par suite du raccourcissement de leur pédoncule, d'où l'aspect argenté et luisant des tiges qu'ils recouvrent.

2° Feuilles.

Les feuilles se forment dès les premiers beaux jours du printemps jusqu'à l'arrière automne, moment où les bourgeons terminant les rameaux sont détruits par la gelée quand ils ne se sont pas transformés en épines. Ces feuilles sont peu rigides et supportent mal la sécheresse bien qu'elles soient abondamment recouvertes de poils sur leurs deux faces; dès que le manque d'eau se fait sentir, elles s'incurvent et s'abaissent le long de la tige en s'enroulant sur le côté d'un demi-tour environ, disposition propre à modérer les effets de la transpiration. Le dessous des feuilles est argenté; toutefois il prend une teinte roussâtre vers la fin de l'été et il est possible que cette coloration, en favorisant l'absorption des rayons calorifiques, soit utile à la plante. Les feuilles ne jaunissent pas avant leur chute et tombent encore vertes après l'atteinte des premières gelées. Très souvent, elles présentent à cette époque des points noirs sur leur face inférieure, lesquels points sont constitués par les périthèces d'un champignon parasite: le *Phyllactinia suffulta* de l'ordre des Ascomycètes.

Développement des feuilles. En exfoliant le bourgeon terminal d'une tige, on voit que les feuilles naissent très près de son sommet sous la forme d'un petit mamelon. Celui-ci s'accroît d'abord par son extrémité, puis une zone d'accroissement s'établit vers sa base et organise de nouveaux tissus qui repoussent vers le sommet les parties dejà formées. La jeune feuille (fig. 6) s'accroît donc vers sa base et prend peu à peu une forme lancéolée, constituée par un limbe porté par un pétiole excessivement court. A partir de ce moment, l'accroissement devient diffus et s'exerce à peu près également en tous sens, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par des traits équidistants tracés à l'encre grasse.


Fig. 6.
Développement de la feuille de l'*Hippophae rhamnoides*.

En résumé, après une très courte période où il est basifuge, l'accroissement devient basipète, puis diffus.

Action du milieu sur les feuilles. Les feuilles sont dans une étroite dépendance du milieu; elles sont d'autant plus grandes et de forme plus large que le sol dans lequel végète l'arbuste est plus riche et que le climat est plus humide; ainsi, l'*Hippophae rhamnoides* ssp. *salicifolia*, du versant sud de l'Himalaya a des

feuilles environ deux fois plus grandes que celles de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides* des régions alpines; ces feuilles présentent en outre des plis longitudinaux propres à donner à leur limbe la rigidité nécessaire. Quant aux feuilles minuscules de l'*H. rhamnoides* ssp. *thibetana*, elles témoignent de l'influence déprimante des hautes altitudes.

3⁰ Fleurs, fruits et graines.

On sait que les fleurs de l'*Hippophae rhamnoides* sont dioïques: fleurs mâles à 4 étamines, basifixes, introrses, à périanthe bilobé profondément divisé; fleurs femelles à un seul carpelle uniovulé, à périanthe tubuleux présentant vers le haut deux lobes minuscules.

Développement des fleurs mâles. Ces fleurs (fig. 7) commencent à se former vers la fin de l'été à l'aisselle des feuilles écailleuses des jeunes bourgeons. On peut les étudier en pratiquant dans ces bourgeons des coupes épaisses que l'on examine dans une dissolution d'hydrate de chloral. A un stade suffisamment précoce (fig. 7, *8*), on n'aperçoit que l'ébauche des deux lobes du périanthe; ceux-ci semblent s'accroître très rapidement et s'accolent



Fig. 7.

Fleur mâle de l'*Hippophae rhamnoides* — 1, 2, bourgeons; 3, jeune pousse fleurie; 4, fleur au moment de l'anthèse; 5, fleur ouverte; 6, 7, origine de la fleur; 8, diagramme floral; 9—19, anomalies florales (18, étamine; 19, carpelle demeurant ouvert et portant latéralement des sacs polliniques, p).

plus ou moins par leurs bords. On voit alors apparaître simultanément sur le réceptacle 4 mamelons qui s'allongent par leur base et qui donnent peu à peu naissance aux 4 étamines. En octobre, celles-ci ont déjà acquis leur forme externe et elles finissent de s'organiser pendant l'hiver, de sorte que les fleurs mâles s'épanouissent de très bonne heure au printemps. Après avoir donné leur pollen, elles meurent et tombent à terre.

Développement des fleurs femelles. Le développement des fleurs femelles est beaucoup plus facile à suivre que

celui des fleurs mâles en raison de sa lenteur et de la grosseur des organes. On peut isoler à l'aiguille sous la loupe des fleurs suffisamment jeunes (fig. 8, *5-7*)pour montrer un carpelle réduit à une colonne charnue, élargie à la base, effilée à sa pointe, et présentant unerégion concave, longitudinale, à la base de laquelle se trouve un mamelon, origine de l'ovule. En disséquant ensuite des fleurs plus âgées, on peut observer la fermeture de ce carpelle et l'organisation d'un ovule anatrope bitegminé dont le développement

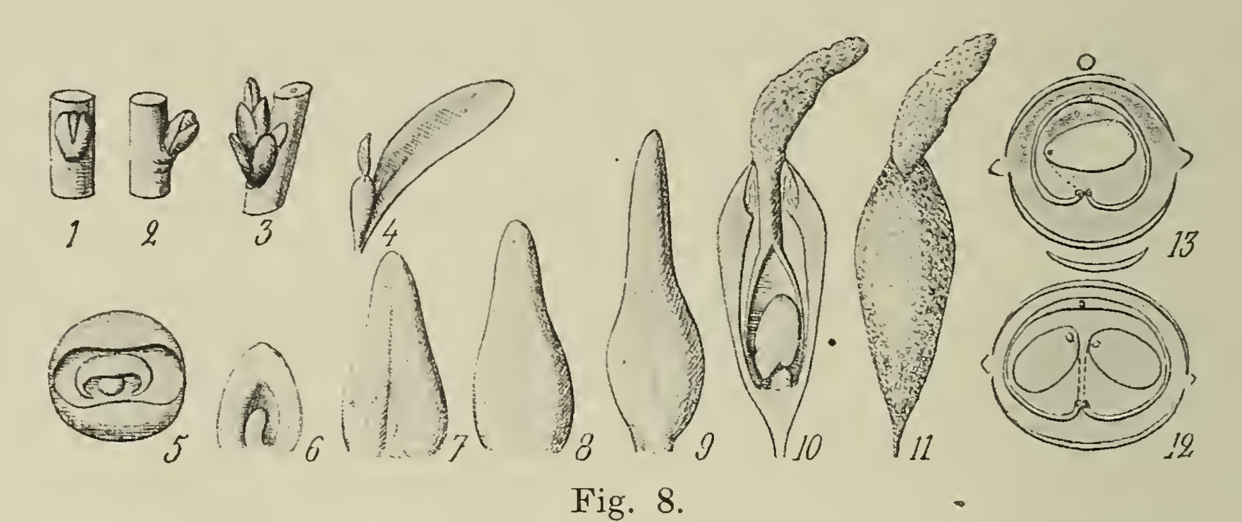


Fig. 8.

Fleur femelle de l'*Hippophae rhamnoides* — 1, 2, 3, bourgeons; 4, fleur et sa feuille bractée; 5, jeune fleur; 6, 7, 8, 9, différents stades du développement du carpelle; 10, coupe longitudinale de la fleur; 11, une fleur grossie; 12, diagramme d'une fleur normale; 13, diagramme d'une fleur à carpelle biovulé.

s'effectue d'après le processus général décrit dans tous les traités de botanique. Au printemps, au moment de l'épanouissement des bourgeons et par conséquent à la floraison, la réflexion de l'ovule n'est pas encore terminée et ne s'achève qu'après l'organisation complète du carpelle, lequel écarte les lobes du périanthe et s'allonge (fig. 8, *10*) en une large lame stigmatique. Cet allongement a pour origine une zone de croissance située un peu au-dessus de la région ovarienne; il est donc basipète comme celui des feuilles et du périanthe lui-même.

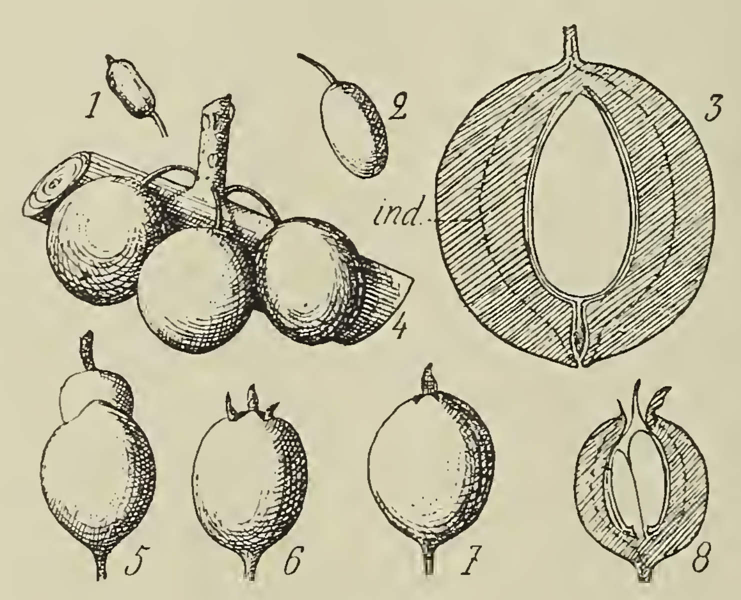


Fig. 9.

Fruit de *Hippophae rhamnoides* — 1, 2, jeunes fruits; 4, fruits mûrs; 3, section longit. du fruit et de l'induvie qui l'entoure; 5—8, fruits provenant de fleurs mâles anomales.

---

[1]) Servettaz: Anomalies de la fleur des Eléagnées. Bull. de la Soc. bot. de France, tome LI, p. 332 (1904).

La fécondation opérée, les parois de l'ovaire ne grossissent point; bien au contraire, elles deviennent de plus en plus membraneuses et c'est la coupe du périanthe qui s'épaissit pour constituer une induvie (faux-fruit). Les fruits (fig. 9) sont rouges quand ils sont mûrs (octobre) et passent l'hiver sur les rameaux qui les ont produits. Nous savons que leur pulpe est très aqueuse surtout après les premières gelées de l'automne et qu'elle finit presque toujours par s'écouler sous l'action du bec des oiseaux.

Anomalies florales. Les fleurs mâles de l'*Hippophae rhamnoides* (4 étamines, périanthe à 2 pièces nettement séparées) présentent de nombreuses anomalies qui les rendent hermaphrodites (fig. 7, *9-13*) ou même complètement femelles. Il n'est en effet pas rare de trouver des fruits sur l'*H. rhamnoides* mâle. Elles deviennent:

1° hermaphrodites, a) par l'adjonction au centre de la fleur d'un carpelle rappelant l'unique carpelle de la fleur femelle—notons qu'à la place de ce carpelle il peut aussi (fig. 7, *15*) se former une étamine supplémentaire; b) par la modification d'une ou de plusieurs étamines en carpelles avec présence ou absence d'un carpelle central. Cette modification n'est pas toujours complète et l'on peut voir (fig. 7, *19*) des organes ayant la forme de carpelles ouverts, pourvus d'un ovule à leur base et renfermant des loges polliniques dans l'épaisseur de leurs parois.

2° femelles, a) par la présence d'un carpelle central et avortement des étamines; b) par le développement des étamines en carpelles avec ou sans carpelle central (fig. 7, *12*). Le nombre des carpelles peut donc atteindre 5, mais le cas le plus fréquent est celui d'un carpelle central avec 2 carpelles latéraux provenant des étamines qui correspondent aux intervalles des deux pièces du périanthe; les autres étamines s'atrophiant d'une façon complète ou se réduisant parfois à un sac courtement pédiculé et contenant des grains de pollen mal nourris (fig. 7, *18*). Ce développement inégal des étamines en carpelles s'explique facilement par l'étude des pressions qui résultent de la présence anormale du carpelle central. En effet, la fleur mâle qui se modifie ainsi pour donner une fleur femelle ne reste point largement ouverte: les deux pièces de son périanthe s'allongent et se soudent en un tube étroit et aplati où les organes reproducteurs sont comprimés et tout particulièrement ceux qui sont opposés aux pièces de l'enveloppe florale, d'où leur atrophie. La fleur mâle a alors l'aspect d'une fleur femelle (fig. 7, *10*) dont elle diffère pourtant à première vue par la présence de plusieurs stigmates (généralement 3). Lorsque la fleur mâle devient simplement hermaphrodite, ces pièces du périanthe restent bien séparées et le type mâle demeure bien accentué, soit dans l'aspect général de la fleur, soit dans ses productions, car la fleur donne un pollen bien constitué et les carpelles n'arrivent jamais à complet développement. D'une façon générale, les carpelles provenant d'une modification des étamines restent ouverts et leurs ovules ne se développent pas, bien qu'ils paraissent très souvent de constitution normale. Au contraire, le carpelle central

supplémentaire se referme presque toujours entièrement et son ovule peut arriver à complet développement (fig. 9, 5-7).

Ces anomalies se rencontrent surtout et assez fréquemment à l'extrémité des rameaux des plantes jeunes et bien nourries, et elles se rapprochent d'autant plus du type femelle qu'elles sont plus voisines et du sommet de l'inflorescence et de la pointe du rameau. On a pu en compter jusqu'à une dizaine par rameau sur une jeune plante, alors qu'on les rencontre difficilement et toujours en petit nombre sur les plantes âgées. Se produirait-il avec l'âge une différenciation progressive dans la sexualité? N'est-il pas reconnu que l'âge peut modifier le sexe chez certains Conifères? Clos (23). L'abondance de la nourriture provoquerait-elle une dégénérescence du type mâle et le ramènerait-elle a un type hermaphrodite primitif? Pourrait-on avec quelque intérêt rapprocher ces effets dus à la nutrition de ceux que l'on a parfois constatés chez les animaux, pour lesquels la richesse de l'alimentation semble favoriser la production des femelles?

Quant aux résultats intéressant l'anatomie comparée et susceptibles d'être déduits de l'étude de ces anomalies, on peut les résumer ainsi:

1° Il y a équivalence, identité d'origine entre les organes sexuels (étamines et carpelles), ainsi que l'ont établi pour les animaux, Claude Bernard, Küss et Duval, etc.

2° Le filet de l'anthère est l'homologue du court pédoncule qui porte l'ovaire de certains carpelles anormaux; l'ovaire correspond au connectif, le style et le stigmate à la courte pointe qui prolonge parfois le connectif. Toutes les formes tératologiques que nous avons examinées sont conformes à cette interprétation, mais l'une des plus probantes nous a présenté à la fois un ovule à l'intérieur d'un carpelle ouvert et des loges polliniques sur les bords placentaires; cependant, il convient de signaler que les loges polliniques étaient situées un peu au-dessus de l'ovule et que l'ovaire pouvait correspondre mi-partie au filet et mi-partie à un connectif d'anthère. Les homologies que nous venons d'indiquer sont celles que révèle le plus fréquemment l'étude des formes tératologiques de la fleur, ainsi qu'il résulte d'un travail très documenté de Clos (22), loc. cit.

3° Le retour de la feuille staminale à la feuille uniquement végétative, montre que le filet est l'homologue du pétiole et le connectif celui du limbe.

Les anomalies présentées par les fleurs femelles semblent se résumer dans la production assez fréquente (2 fleurs sur 10 environ) de 2 ovules par carpelle au lieu d'un, et très rarement de 2 carpelles par fleur. Il est utile de noter ces observations car elles auront leur importance dans la recherche si difficile des affinités de la famille des Eléagnacées.

Pollinisation. Le pollen, dont les grains sont très petits et légers, est emporté par le vent ou disséminé par la Fourmi des bois, *Formica rufa*, à la recherche des pucerons (*Eriophyes Hippophaenus* Nal., lesquels sont souvent très nombreux sur les

jeunes tiges de l'*Hippophae.* Ces fourmis sont souvent comme saupoudrées de pollen, mais quelle que soit l'importance de leur rôle dans la pollinisation nous estimons qu'il est beaucoup moins efficace que celui du vent, car, si les plantes mâles et femelles sont souvent entremêlées, il arrive aussi fréquemment qu'elles forment de petits cantons, exclusivement mâles ou femelles, isolés les uns des autres comme le veut leur mode de multiplication par drageonnement des racines. Une graine ayant d'abord donné une plante mâle ou femelle, celle-ci peut ensuite couvrir une vaste étendue de terrain d'individus provenant d'elle-même ou les uns des autres par simple multiplication, et par suite tous du même sexe.

Fruits parthénocarpiques (faux-fruits). La fécondation est généralement nécessaire pour que les parois du périanthe puissent s'épaissir et constituer un fruit induvié; toutefois, par exception, ce développement peut aussi avoir lieu en l'absence de toute fécondation, comme nous l'avons constaté en automne 1904. L'été de cette année ayant été particulièrement chaud, nous vîmes apparaître vers la fin septembre, sur un *Hippophae* femelle, des fleurs qui en l'absence de pollen ne donnèrent pas de graines, mais dont le périanthe se développa néanmoins pour donner des fruits parthénocarpiques (faux-fruits) qui attinrent la grosseur d'un grain de blé avant les froids de l'hiver.

Nous ajouterons que nous nous sommes assuré de la non-fécondation par des coupes fines en matériaux paraffinés, pratiquées sur des ovules provenant de ces fleurs.

Propagation des graines. Les graines mûres, comme nous le savons, passent l'hiver sur l'arbuste et sont détachées par les vents qui soufflent au printemps. Le plus souvent, elles tombent à l'eau, car les *Hippophae* vivent sur les bords des rivières, et elles surnagent grâce à l'air emprisonné entre elles et le sac membraneux formé par l'ovaire. De cette façon, elles peuvent parcourir de longues distances et finissent par s'échouer dans les sables des rives où elles sont à même de germer. On se rend ainsi compte comment l'*Hippophae rhamnoides* peut être retrouvé tout le long d'un fleuve et sur les côtes qui avoisinent son embouchure, quand il existe dans son cours supérieur.

Le rôle des oiseaux ayant été souvent annoncé comme très important dans la dissémination des graines, nous avons recherché de quelle efficacité il était dans la dispersion de celles de l'*H. rhamnoides.*

Ayant réussi à capturer un geai, nous l'avons nourri pendant une huitaine de jours des fruits rouges de l'*Hippophae,* fruits dont il est très friand. Cet animal, à demi-carnivore, est pourvu d'un gésier peu musculeux et nous pouvions espérer que les graines de l'*Hippophae* échapperaient à l'action mécanique de ce gésier, en raison de l'épaisseur et de la dureté de leur tégument; mais il n'en fut rien: aucune graine ne fut rendue entière. Ayant autopsié le sujet de l'expérience, nous trouvâmes dans son gésier,

à côté des graines triturées, une quarantaine de petits cailloux anguleux (quartz ou feldspath) dont le rôle mécanique dans la digestion est évident. L'absence de tout fragment calcaire est très curieux et peut s'expliquer, soit par la dissolution des calcaires dans les sucs digestifs?, soit plutôt par l'attrait particulier que le geai et certains oiseaux ont pour les objets brillants: ici, cristaux de quartz et de feldspath provenant de la désagrégation des granits.

Quoi qu'il en soit, il résulte de nos expériences que les graines de l'*H. rhamnoides* doivent rarement traverser indemnes le tube digestif des oiseaux puisqu'elles sont désorganisées, même par les moins granivores d'entre eux, et nous sommes porté à croire qu'en général le rôle des oiseaux dans la dispersion des graines a souvent été exagéré ou mal compris. En effet, ils agissent souvent autrement que par les graines qu'ils rejettent avec leurs déjections. En ce qui concerne l'*H. rhamnoides*, ceux d'entre eux qui sont très friands de ses fruits arrivent à en ingurgiter jusqu'à se rendre malades et il n'y a rien d'étonnant à ce qu'ils puissent en dégorger avant que la digestion ne soit faite. D'autre part, beaucoup d'oiseaux ont coutume, en quittant l'arbuste où ils se sont repus, d'emporter la dernière becquée, se réservant, suivant l'expression consacrée, une poire pour la soif, mais bien souvent celle-ci doit leur échapper et tomber en route.

Cette intervention des oiseaux dans la dissémination de l'*Hippophae* doit forcément être admise si l'on veut se rendre compte de l'existence de certaines stations isolées, et éloignées parfois de plusieurs kilomètres de l'habitat normal de cette plante, c'est-à-dire des rives des cours d'eau où elle pullule.

Parmi ces stations, qu'il nous suffise de mentionner les suivantes: pentes boisées qui dominent la grande route de St Jeoire à Onnion; à la Côte d'Hyot, entre Contamine et Bonneville; routes de Thonon-Evian (côte de Vongy), de Thonon-Armoy; talus de la ligne du chemin de fer près de la gare de Perrignier (Hte Savoie); à Grand Sacconnex près Genève (cf. Première Partie, p. 14).

4° Racine.

La racine de la plantule s'allonge peu: de 15 à 25 centimètres, si le sol est meuble, et beaucoup moins encore s'il est compact. Lorsqu'il est très argileux, la racine principale peut même périr et il se développe alors pour la remplacer de nombreuses racines adventives à la base de l'hypocotyle. Les racines latérales pénètrent aussi peu profondément et tracent (fig. 4) à 10—15 cm de la surface du sol, en donnant çà et là naissance, dès la deuxième année, à des touffes de tiges adventives. Ces tiges portent dans leur partie souterraine des écailles triangulaires, roussâtres, insérées de façon irrégulière; de sorte qu'il n'est pas rare de rencontrer, sur une même tige, des écailles, tantôt isolées, tantôt opposées, ou même verticillées par trois. Enfin, tiges et feuilles portent un assez grand nombre de poils que le milieu souterrain n'a pas réussi à faire disparaître, ce qui témoigne de la grande fixité de la pubescence dans la famille des Eléagnacées.

Lorsque la plante végète dans un terrain découvert (îles graveleuses), un grand nombre de ses drageons sont arrêtés dans leur développement (fig. 4) par la calcination des bourgeons terminaux quand ils arrivent au contact des sables brûlants de la surface. La destruction du bourgeon terminal est ordinairement suivie du développement de plusieurs bourgeons latéraux dont le sort pourra être le même que celui du sommet, s'ils se trouvent encore dans les mêmes conditions de température; de sorte qu'il peut ainsi se former une véritable broussaille souterraine dont les débris enrichissent rapidement le sol. Nous remarquerons en outre que la partie enfouie des drageons est plus épaisse que la partie aérienne, et que ces tiges naissent sur tout le pourtour des racines, aussi bien à leur face inférieure que dans les autres parties.

Géotropisme. Le géotropisme est positif pour la racine principale et certaines radicelles, mais il est nul pour les racines traçantes et peut même devenir négatif quand la plante végète sur les pentes escarpées qui dominent les torrents des régions montagneuses. Il est alors intéressant de suivre une grosse racine et d'observer comment elle s'avance à la conquête des rives les plus abruptes; rives qu'elle peuple par bourgeonnement de nouveaux individus.

Nodosités. Comme un assez grand nombre de plantes, entre autres les Légumineuses, les racines de l'*Hippophae rhamnoides* portent des nodosités (fig. 4). Ces renflements peuvent prendre naissance sur la racine principale dès l'apparition des premières radicelles et se forment ensuite çà et là sur les racines latérales de la manière suivante: à peine sortie de l'écorce, une jeune racine s'épaissit et se divise dichotomiquement un grand nombre de fois, de façon à constituer des glomérules arrondis plus ou moins gros qui, en certains cas, peuvent atteindre le volume d'une noix. Ces nodosités sont de couleur claire quand elles sont jeunes, à cause du liège pulvérulent de leur écorce, mais elles prennent avec le temps (durée de 1 à 3 ans environ) une couleur noirâtre; assez souvent, elles présentent à leur sommet une légère dépression, parfois remplie d'une gelée jaunâtre résultant d'une fusion des cellules de cette région et devenant cassante dans l'alcool. Elles ont été signalées pour la première fois par Oerstedt, en 1865, et diverses opinions ont été émises sur la nature de l'hôte que l'on trouve dans leurs cellules: Voronine en fait un Champignon (*Shinzia alni*); Gravis distingue un *Plasmodiophora* et un *Schinzia;* Moeller et Frank, après des hésitations, admettent les idées de Brunchorst et le considèrent comme un champignon d'un genre particulier; Warming et Nawaschine le définissent comme un Myxomycète; enfin, R. Chodat, (19) après avoir d'abord reconnu la présence de bactéries *(Actynomyces)* comparables à celles des racines des Légumineuses (cf. Actes de la Société Helv. des sc. nat. de Berne) s'était ensuite rangé à la théorie des Myxomycètes; mais, après de récentes et minutieuses recherches, cet auteur est revenu à la

théorie des bactéries et émet l'idée que „l'apparence d'un Myxomycète qui a pu induire en erreur les observateurs, serait due à une forme d'évolution de la bactérie, dont les ramifications se renflent en forme de boule (peut être des zooglies?) à leur extrémité". [1])

Quelle que soit la nature de cet organisme, il est intéressant de rechercher s'il n'est qu'un simple parasite ou s'il vit en symbiose avec son hôte.



Fig. 10.
Hippophae rhamnoides – I, Plante de la culture A de la figure suivante. II, Plante de la culture B.

Un premier examen des racines présentant un gros glomérule sur leur parcours apprend qu'elles sont renflées dans la partie située du côté de la tige; ce fait nous permet de supposer l'utilité

[1]) Chodat: Bull. de l'Herb. Boissier, 2ème Série, Tome IV, p. 206 (1904).

des nodosités, mais ne peut en constituer une preuve suffisante, attendu qu'on pourrait aussi l'expliquer par l'effet d'un arrêt de la sève élaborée venant de la tige.

Nous avons donc cherché à réaliser quelques expériences propres à mettre en évidence le rôle des nodosités.

Dans les premiers jours d'avril, nous avons préparé en pots des semis de graines d'*Hippophae* (graines plongées pendant deux jours dans une solution de sulfate de cuivre à 2 %, sol formé de parties égales de sable et de terreau et faiblement calciné, arrosage à l'eau de Thonon: eau bien filtrée). Le 20 mai, les jeunes plantes avaient 5 ou 6 feuilles; déracinées sous l'eau avec précaution, le plus grand nombre d'entre elles, soit 30 sur 33, ne présentaient aucune nodosité. Nous les répartîmes en deux lots égaux: les plantes de l'un de ces lots après avoir subi quelques légères écorchures (2—3), à l'aide d'un canif, le long de leurs racines, furent mises à végéter pendant deux jours dans une bouillie claire composée d'eau et de nodosités d'*Hippophae* écrasées; quant aux plantes de l'autre lot, elles furent placées dans l'eau ordinaire.

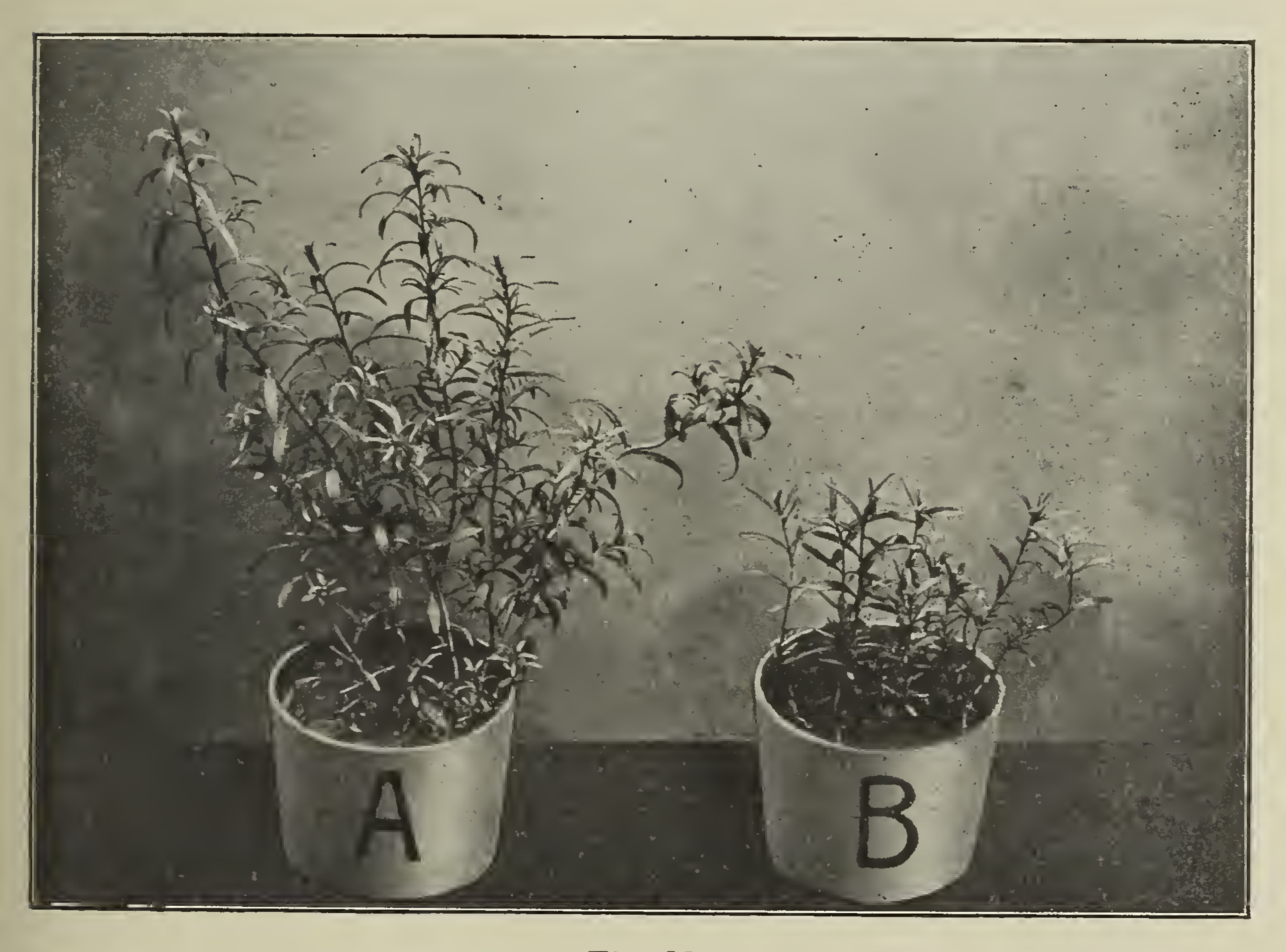


Fig. 11.

Influence des nodosités radiculaires de l'*Hippophae rhamnoides* — A, culture dont les racines portent de nombreuses nodosités; B, culture dont les racines ne possèdent que de rares nodosités.

Après cette opération, nous remîmes en deux pots différents et dans des conditions égales ces deux lots de plantes; il leur fallut environ une dizaine de jours pour reprendre, mais après ce temps, les plantes inoculées gagnèrent une avance de plus en plus considérable sur les plantes non inoculées. La fig. 10 représente une photographie de ces cultures prise le 20 septembre.

Mais il convenait aussi de rechercher quel avait été le développement comparé des racines. Celles-ci furent examinées le 25 septembre, et nous eûmes à constater que les racines des sujets inoculés (fig. 11, A) étaient beaucoup plus grosses que celles des sujets non inoculés; en outre, les premières portaient de gros glomérules de nodosités, tandis que les secondes n'offraient que quelques petits renflements d'importance négligeable.

De ces expériences, il semble donc résulter que les nodosités des Eléagnacées sont utiles à la plante qui les porte, comme celles des Légumineuses; toutefois, pour préciser leur action, il serait nécessaire d'expérimenter à l'aide de solutions nutritives de composition bien connue. Nous avons fait quelques essais dans cette voie, mais sans succès, car nous n'avons pu obtenir une végétation suffisamment longue des plantules.

5° Parasitologie.

a) Parasites animaux. Les feuilles, les tiges et les fruits de l'*Hippophae rhamnoides* sont souvent déformés par les piqûres d'un puceron: l'*Eriophyes Hippophaenus* Nal. et d'un Acarien, le *Phytoptus Nalepai* Trouess. Sous l'action de ces blessures, les sommets des tiges (fig. 12) sont recourbés, hypertrophiés, demeurent tendres et ne se transforment point en épines; les feuilles se bossellent sur leur face inférieure, s'incurvent sur le côté et s'enroulent en hélice; quant aux fruits ils deviennent noueux et se développent mal.

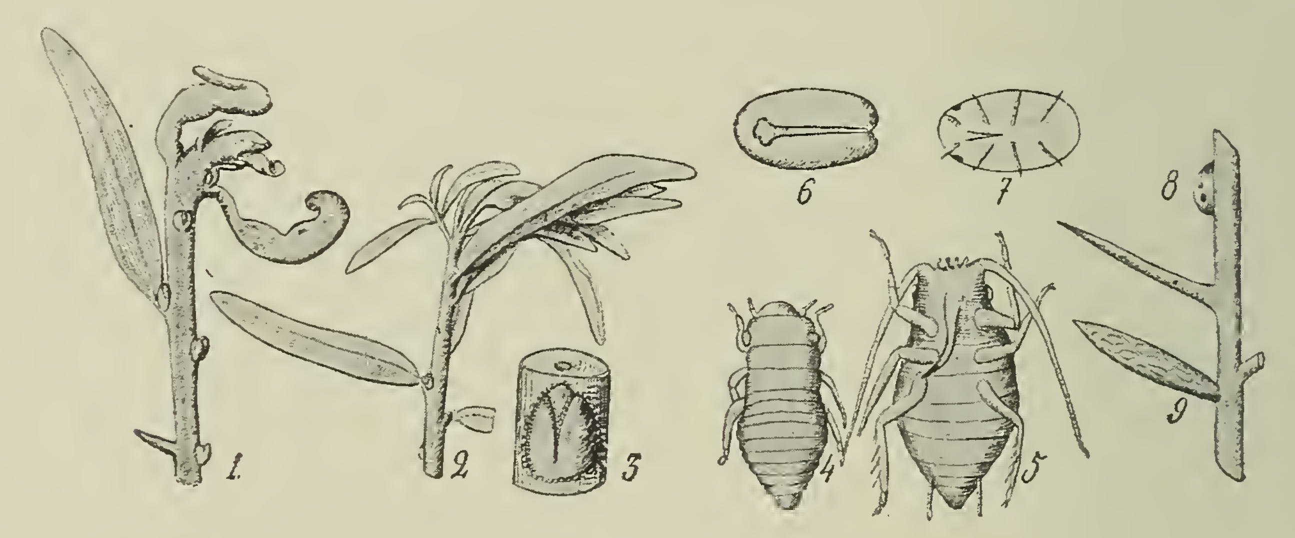


Fig. 12.

Action des parasites sur la tige et les feuilles de l'*Hippophae rhamnoides*. — 1, 2, action de l'*Eriophyes*| *Hippophaenus;* 3, bourgeon entouré des œufs d'hiver du parasite; 4, 5, l'*Eriophyes Hippophaenus;* 6, 7, 8, Coccide vivant sur les rameaux; 9, cas de mimétisme d'une chrysalide rappelant la forme d'une épine.

L'*Eriophyes Hippophaenus* mâle est petit, verdâtre et ailé; les femelles sont aptères (fig. 12, *4,5*) petites et vertes pendant l'été (période des générations vivipares et parthénogéniques); mais, elles sont grosses et noirâtres à l'automne, avant la ponte des œufs d'hiver. Ceux-ci sont noirs, ovoïdes, forment des chapelets autour des bourgeons (fig. 12, *3*) et se développent au printemps.

On trouve aussi fréquemment sur les rameaux de l'*H. rhamnoides* de gros insectes immobiles en forme de bouclier très bombé; ce sont des Hémiptères du groupe des Coccides (fig. 12, *6-8*) et appartenant à une espèce qui nous est inconnue.

Enfin, quelques espèces de chenilles vivent sur les *Hippophae*: l'une d'elles, très rare, enveloppe sa chrysalide de débris de feuilles desséchées, et l'ensemble, par sa forme conique et sa couleur grise, simule d'une façon parfaite l'une des nombreuses épines qui garnissent l'arbuste. La chrysalide est ainsi très sûrement protégée contre les oiseaux par un mimétisme bien approprié (fig. 12, 9).

b) Parasites végétaux. *Capnodium rosaceum* Rehm. — *Cenangium rosaceum* Rehm., ram. — *Cetospora Hippophaes* Thuem., ram. — *Diaporthe Hippophaes*. B. R. S. ram. — *Didymascella Hippophaes* Rehm.: Hedw. Beibl., 292. B. S. B. France, 48. — *Didymosphaeria Hippophaes* Rehm.: Öst. bot. Zeitsch. (1903), p. 19. — *Diplodia Hippophaearum* Bres., ram. — *Dothiorella Berengeriana* Sacc., ram. — *Eutypa flavovirens* (Hoffm.) Tul., ram. — *Fenestella princeps* Tul. = *Fen. vestita* Sacc., ram. — *Lophidium compressum* (Pers.) Sacc., lig. — *Massaria Hippophaes* (Sollm.) Jacz., ram. — *Melanomma alpinum* Speg., ram. — *Melanomma hippophaes* Fabre, ram. — *Nollisia discolor* (Mont.) Phill., ram. — *Ocellaria aurea* Tul., ram. — *Phoma consocia* Bonnier et Rousseau: Contrib. à la Fl. myc. de Belgique. — *Phomatospora Berkeleyi* Sacc., ram. — *Phyllactinia suffulta* (Reb.) Sacc., ram. — *Riccoa hippophaes* Rehm., f. — *Septocylindrium olivascens* Thüm., f. — *Septoria hippophaes* Desm. et Rob., f. — *Plowrightia hippophaes* (Pers.) Sacc., ram. — *Sphaerella spinicola* Pass., in spinis — *Sphaera macrocarpa* Rbh., f. — *Sphaeria pygmaea* Karst. — *Teichospora obtucens* (Fckl.) — *Trochila perexigua* Speg., f. — *Tubercularia vulgaris* Tode, ram. — *Valsa flavovirens* Hoffm., f. — *Valsa ambiens* (Pers.) Fr., ram. — *Valsa diatrype* Fr., ram. — *Zignoella pygmaea* (Karst.) Sacc., ram. (ex Just's Jahrb. et en différents ouvrages).

6° Habitat et distribution géographique.

L'*Hippophae rhamnoides* se plaît le long des cours d'eau et ne s'en écarte guère car il lui faut un sol argilo-siliceux, très aéré, non gazonné, très meuble et imprégné d'humidité. Il vit aussi le long des côtes et ses racines supportent une assez forte proportion de sel. Les terrains trop calcaires lui sont nuisibles et semblent même l'exclure complètement dans les Alpes de Savoie; au contraire, le flysch, les marnes hauteriviennes et les terrains glaciaires lui conviennent parfaitement. Lorsqu'il réussit à s'implanter à une certaine distance des cours d'eau, c'est toujours sur les talus escarpés, ou dans les couloirs des montagnes remplis d'éboulis décalcifiés (Montagne de Veyrier, du Petit Bornand, H^te^ Savoie) qu'on le retrouve. De même, il semble réclamer les effets d'une insolation directe et vive; cette condition déjà exprimée dans notre étude sur la germination, s'observe d'une façon frappante le long de la Dranse, rivière tributaire du lac Léman. En effet, l'*H. rhamnoides*, cependant très abondant sur les rives de ce cours d'eau, disparaît là où le lit de la rivière trop encaissé n'est pas suffisamment ensoleillé et ne se retrouve pas le long des affluents dont les bords

sont ombragés par de grands arbres. On le voit également disparaître au voisinage des résineux, ainsi qu'on a pu s'en rendre compte le long du Bronze (H^te^ Savoie), à la suite de plantations effectuées par l'Administration forestière. Son aire géographique est très vaste et comprend les régions tempérées de l'Europe et de l'Asie, du 30° au 67° de lat. sept., des plaines de la Sibérie jusque sur les hauts plateaux du Thibet. Dans les montagnes de Savoie, il peut être trouvé jusqu'à 1700 mètres d'alt., mais le nombre et l'importance de ses stations diminue beaucoup dès qu'on s'éléve au-dessus du niveau moyen des plaines: 400—500 m d'altitude (cf. Première partie, p. 17).

7° Utilité de l'*Hippophae rhamnoides.*

L'*H. rhamnoides* constitue un excellent agent de fixation des terrains mouvants et graveleux, le long des torrents et même des dunes (dune d'Ostende). Il contribue activement à la formation du sol végétal en enrichissant le substratum de ses débris (mortification des racines reliant les drageons, chute des feuilles, dépérissement de nombreux plants en été), et en favorisant la végétation de nombreuses autres plantes: lichens, mousses, champignons, graminées, etc. On peut encore très efficacement augmenter cette action bienfaisante en mettant le feu tous les trois ou quatre ans aux broussailles, à l'arrière automne ou au premier printemps, de préférence quand le sol est bien saturé d'eau. Cette condition remplie, les parties aériennes seules sont détruites et enrichissent le sol de leurs cendres; les racines échappent à l'action du feu et donnent à nouveau des tiges adventives vigoureuses. Dans le cas où l'on voudrait en peu de temps fixer une île de graviers, le mieux serait de se procurer des drageons que l'on planterait à une distance de 3 à 4 mètres, les vides se comblant rapidement par le thallage des racines. Lorsqu'on ne possèderait pas un nombre suffisant de drageons, hypothèse qu'il est peut être inutile d'envisager, tant cette plante pullule le long de certains cours d'eau, on pourrait s'en procurer assez rapidement, en plaçant en pépinière, dans du sable bien humide (le long d'un torrent par exemple), des bouts de racines de 25 à 30 centimètres de long et d'un centimètre de diamètre environ. Enfin, on peut aussi obtenir des plants par des semis de graines que l'on effectue au printemps et en les recouvrant à peine; toutefois, les plantules sont très recherchées par les insectes et il n'est pas toujours facile de les conserver.

Si l'on veut se convaincre de l'utilité possible de l'*H. rhamnoides* au point de vue que nous venons d'examiner, il suffira de parcourir pendant quelques instants le vaste cône de déjection que forme la Dranse à son embouchure dans le lac Léman, car une grande partie de cette étendue a déjà été fixée ou est en voie de fixation par le pullulement naturel des *Hippophae.* Aussi, appelons-nous sur cette plante l'attention des personnes qui s'occupent de la mise en culture des terrains abandonnés par les eaux, persuadé qu'elle leur sera d'une grande ressource.

B. Genre Shepherdia.

a) **Germination** (Sh. argentea).

Les graines du *Sh. argentea* sont de même forme et de même grosseur que celles de l'*Hippophae rhamnoides*; elles germent dans des conditions identiques et donnent naissance à des plantules qui ne se distinguent de celles de l'*H. rhamnoides* qu'après un développement suffisant de l'épicotyle.

b) Développement de la plante adulte.

1⁰ Tige.

Les *Shepherdia* sont des arbustes dioïques comme les *Hippophae,* mais leurs feuilles et leurs rameaux sont opposés; cependant, il faut remarquer que cette opposition n'est pas toujours parfaite et qu'on la retrouve aussi chez les *Hippophae* à la base de l'épicotyle et en certains points des rameaux de la plante adulte.

L'espèce de *Shepherdia* qui, par son aspect et ses caractères biologiques, se rapproche le plus de l'*Hippophae rhamnoides* est *Sh. argentea.* Comme les *Hippophae,* cette plante (fig. 13, I, II), est très épineuse dans son pays d'origine (Amérique du Nord), mais elle peut perdre d'une façon presque complète sa spinescence

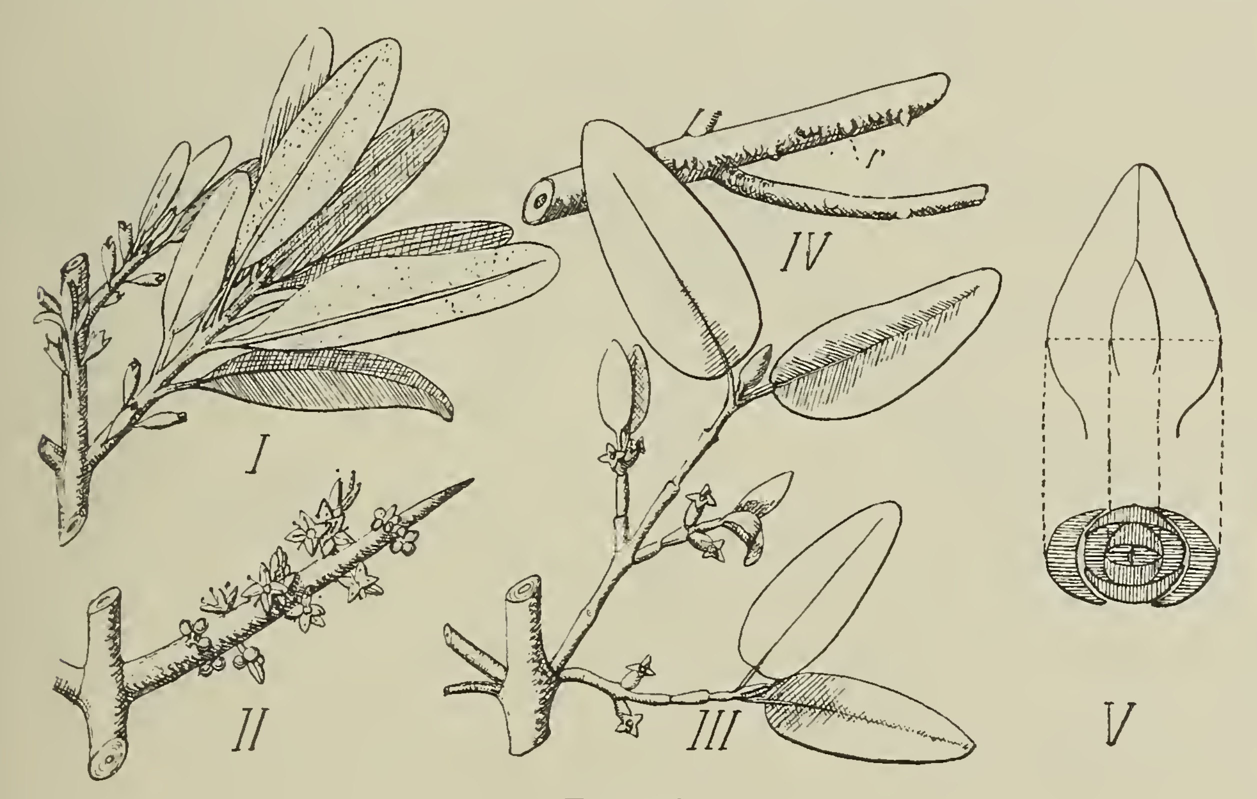


Fig. 13.

I, Rameau de *Shepherdia argentea,* femelle; II, de *Sh. argentea,* mâle; III, de *Sh. canadensis,* femelle; IV, rameau de *Sh. canadensis* portant de jeunes racines adventives; V, bourgeon de *Shepherdia.*

sous l'influence de la culture et de l'âge, comme nous en avons jugé par l'examen d'un spécimen cultivé au Parc de la Tête d'or, à Lyon. Son mode de végétation est aussi celui d'un *Hippophae*: il y a dépérissement des bourgeons terminant les branches (action du gel, transformation en épine), puis développement consécutif de deux ou trois bourgeons latéraux au voisinage du sommet; de sorte que la branche prend l'aspect d'une cyme dont chaque

point de bifurcation marque une année. Les bourgeons sont blanchâtres et de forme très allongée.

Les deux autres espèces de *Shepherdia*: *Sh. canadensis* et *Sh. rotundifolia*, ont un port très différent de celui de *Sh. argentea*, car le bourgeon terminal des rameaux résiste aux froids de l'hiver et ne donne jamais d'épine. Les branches s'allongent donc d'une façon continue par leur extrémité pendant plusieurs années consécutives. Elles sont retombantes quand elles ont deux ans environ et se dessèchent dans leur ensemble, à partir de la périphérie, au bout d'un temps variable. Elles sont alors souvent remplacées par des rameaux situés immédiatement au-dessous d'elles, dans l'angle inférieur qu'elles forment avec la tige et provenant de bourgeons issus de leur base. Ces rameaux de remplacement sont particulièrement nombreux sur les tiges du *Sh. canadensis* et contribuent à leur donner un aspect très caractéristique, peu, commun, figuré par des rameaux insérés au même point au nombre de 4, situés dans un même plan (fig. 13, III) et opposés deux à deux.

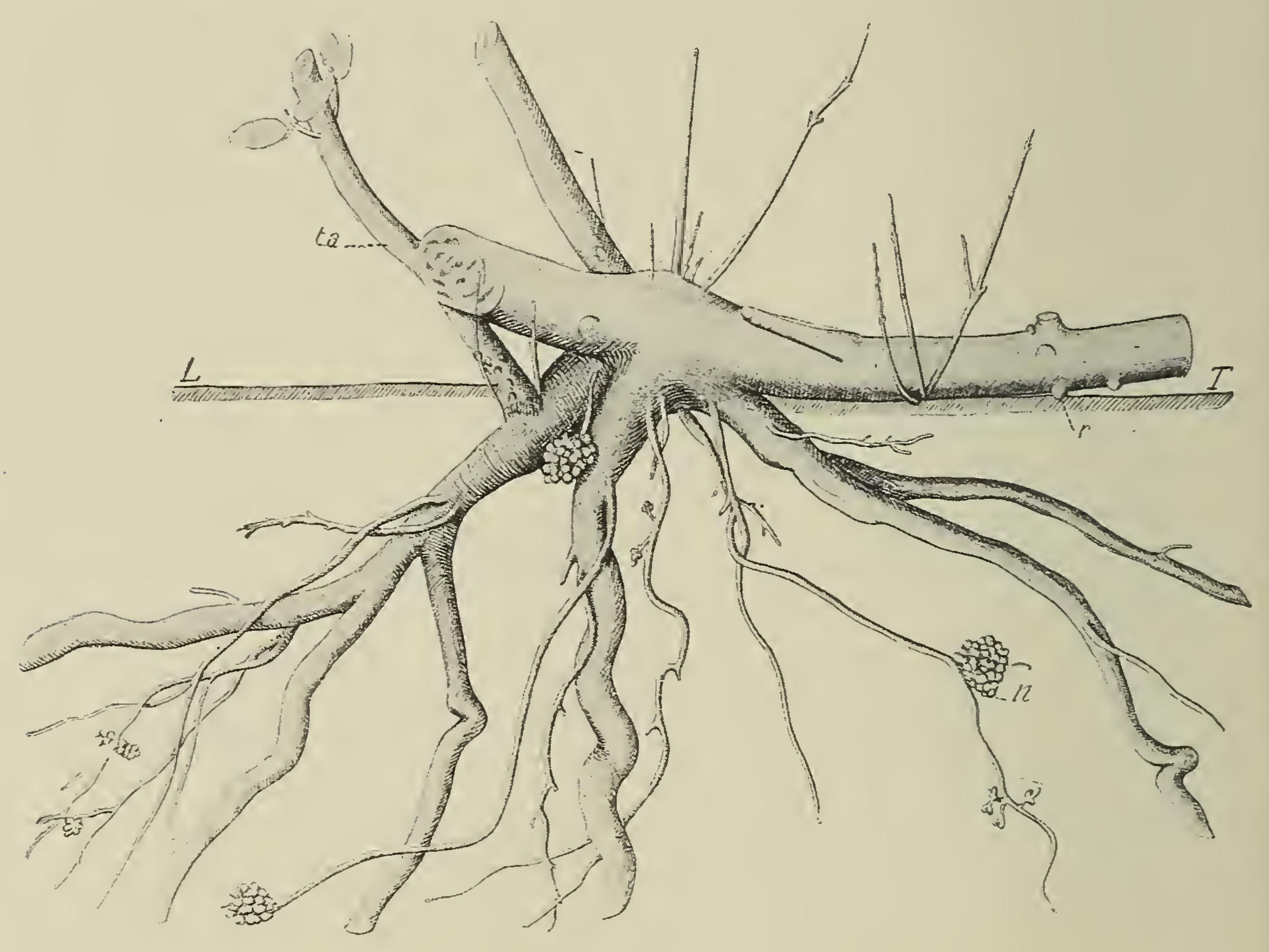


Fig. 14.

Production de racines adventives sur les rameaux de *Shepherdia canadensis* (marcottage naturel) — r, racines adventives; ta, tige adventive; n, nodosités.

Les rameaux du *Sh. canadensis* ont en outre la propriété exclusive chez les Eléagnacées, et très rare d'une façon générale chez les végétaux ligneux, de se propager par marcottage naturel. A la face inférieure des rameaux penchés vers le sol et le long des entrenœuds (fig. 13, IV), on voit d'abord apparaître de courts moignons cylindriques, arrondis à la pointe, et qui sont autant de jeunes racines adventives attendant leur contact avec le sol pour se

développer. Celui-ci s'étant produit, les racines adventives s'enfoncent et, en se raccourcissant par torsion, exercent sur la branche une traction qui l'imprime fortement à la surface du sol et peut même l'enfoncer de un à deux centimètres (fig. 14). Au voisinage de l'insertion de ces racines sur la branche, et sur les racines mêmes, se développent des tiges adventives qui constitueront de nouveaux arbustes. Le bout périphérique de la branche mère grossit rapidement pendant quelque temps, puis se dessèche après avoir acquis un diamètre environ une fois et demi plus grand que celui du bout central; celui-ci se mortifie également, devient très fragile et tombe à terre. Les jeunes individus sont ainsi libérés; leurs racines semblent fuir le pivot central de la plante mère et vont explorer les espaces d'alentour où elles trouveront un sol moins épuisé.

2° Feuilles.

Comme celles de l'*H. rhamnoides*, les feuilles des *Shepherdia* poussent au printemps et tombent à l'arrière-automne, alors qu'elles sont encore vertes. Leur développement ne se fait bien qu'après la floraison et cette circonstance favorise la pollinisation par le vent. Les premières feuilles que l'on rencontre à la base des rameaux étant placées en croix avec la tige dont ils sont issus, on pourrait croire qu'il y a antidromie; mais en réalité il y a bien homodromie, car il se produit un avortement des deux premières feuilles comme l'indique nettement la position du rameau de remplacement.

Les feuilles des *Shepherdia* se développent d'après le processus que nous avons décrit chez *H. rhamnoides*, toutefois il convient de faire remarquer que la préfoliaison est valvaire dans le genre *Shepherdia* (fig. 13), tandis qu'elle est imbriquée dans le genre *Hippophae*. Les feuilles des *Shepherdia* ont aussi un pétiole beaucoup plus allongé; elles sont lancéolées (*Sh. argentea*), ovales (*Sh. canadensis*), ou arrondies (*Sh. rotundifolia*).

3° Fleurs.

Les *Shepherdia* sont dioïques et leurs bourgeons, à fonctionnement mixte, commencent par donner des fleurs à l'aisselle de minuscules bractées caduques avant de constituer la pousse feuillée. Ces fleurs (fig. 15), qui s'épanouissent aux premiers beaux jours du printemps, s'ébauchent dans le courant de l'été à l'intérieur des jeunes bourgeons et l'on peut étudier vers la fin juin les premiers stades de leur développement, lequel s'opère d'une façon analogue à celui des fleurs de l'*Hippophae rhamnoides*, mais il se forme 4 pièces au périanthe (préfloraison valvaire), 8 étamines alternant avec 8 glandes nectarifères chez les fleurs mâles et 1 carpelle avec 8 glandes nectarifères insérées sur les bords de la coupe réceptaculaire chez les fleurs femelles. Les nectaires apparaissent en dernier lieu, c'est-à-dire après les étamines ou après le carpelle. Le stigmate paraît d'abord sessile sur l'ovaire, puis une zone d'accroissement s'établit au-dessus de l'ovaire (très globuleux) et forme le style, lequel est à peine représenté chez *H. rhamnoides*. Les filets des étamines s'allongent aussi après l'anthèse au lieu

de rester courts comme dans le genre *Hippophae* et atteignent plusieurs fois la longueur de l'anthère.

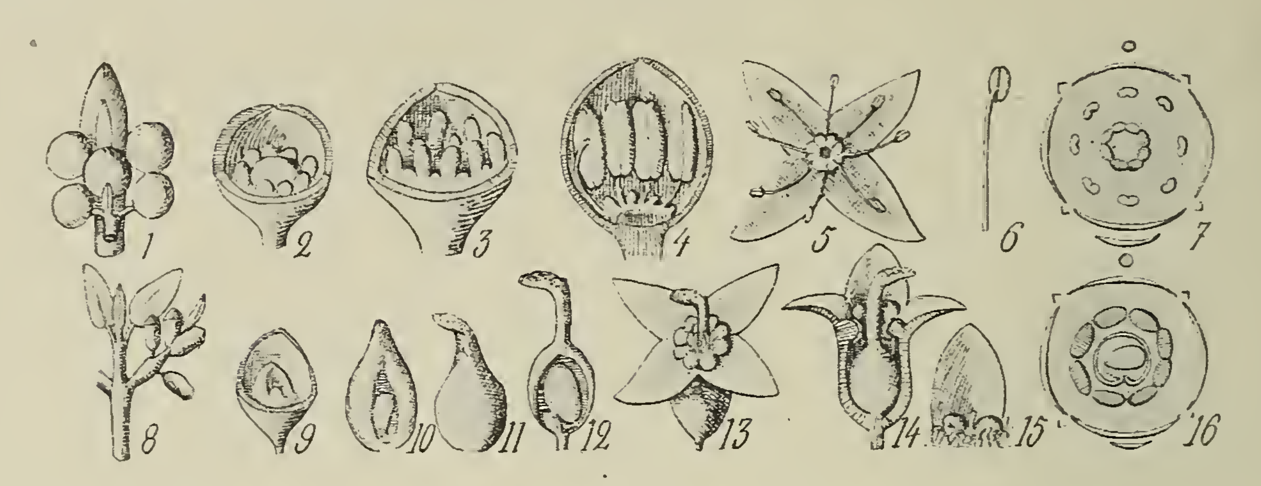


Fig. 15.

Fleur des *Shepherdia* — 1, fleurs mâles de *Sh. argentea* avant l'anthèse; 2, 3, 4, 5, développement de cette fleur; 6, étamine; 7, diagramme d'une fleur de *Shepherdia*; 8, ramule florifère de *Sh. canadensis* femelle; 9, 10, 11, 12, développement du carpelle; 13, 14, fleur femelle de *Sh. canadensis,* complètement développée; 15, lobe du périanthe et nectaires; 16, diagramme d'une fleur femelle de *Shepherdia.*

Anomalies florales. Les anomalies florales sont assez fréquentes dans les fleurs des *Shepherdia.* Ainsi, dans les fleurs mâles, le nombre des étamines peut être inférieur à 8 et il se forme parfois un carpelle central susceptible de développement, de sorte qu'il est possible de trouver des fruits sur les plantes mâles; dans les fleurs femelles, le carpelle, normalement uniovulé (ovule anatrope) est souvent biovulé (2 fleurs sur 10: *Sh. argentea*) et il existe presque toujours entre les glandes nectarifères de courts staminodes réduits au filet. Dans l'une et l'autre espèce de fleurs, il existe donc une tendance marquée à l'hermaphroditisme, tendance que l'on peut attribuer à l'atavisme, et il est permis de supposer que la dioïcité ayant suivi un hermaphroditisme ancestral, les genres *Shepherdia* et *Hippophae* ont été dans un temps éloigné, plus proches du genre *Elaeagnus* (fleurs hermaphrodites) qu'ils ne le sont aujourd'hui.

Pollinisation. La pollinisation s'effectue à la fois par le vent et les insectes. D'une part, les anthères, dorsifixes, supportées par de minces et longs filets, s'agitent au moindre vent et lui abandonnent leurs grains de pollen particulièrement ténus; ceux-ci sont facilement transportés et arrêtés par des stigmates épais et très glanduleux, car les feuilles sont généralement très peu développées au moment de l'anthèse. D'autre part, la présence de 8 glandes nectarifères sur les fleurs mâles et sur les fleurs femelles indique assez le rôle que les insectes ne doivent pas manquer de jouer, surtout lorsque les pieds mâles et femelles sont rapprochés les uns des autres, ou lorsque les feuilles ont subi un développement hâtif. Quand la fécondation des fleurs femelles ne s'est pas opérée, on constate souvent la dessication et la chute du ramule florifère; celui-ci se comportant alors comme une simple grappe. La répercussion des phénomènes de la fécondation peut donc dépasser les organes immédiats de la fleur et être ressentie jusque dans le ramule qui la porte.

4° Fruit.

Les parois du périanthe ne s'épaississent point après la fécondation et le fruit véritable est un akène à péricarpe membraneux, complètement entouré par une induvie charnue résultant du développement de la coupe du périanthe de la fleur femelle, en sorte que l'ensemble (fig. 16) simule une baie surmontée par les 4 lobes du périanthe.

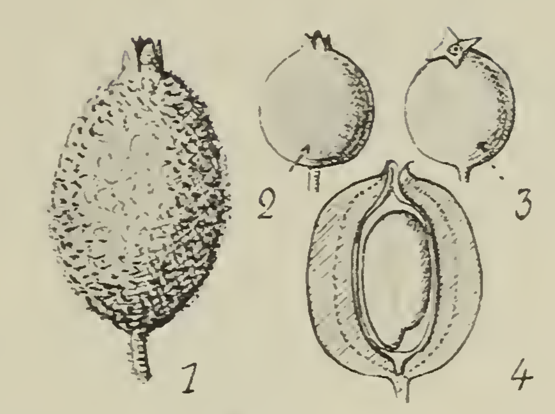


Fig. 16.
Fruits des *Shepherdia* — 1, de *Sh. rotundifolia;* 2, de *Sh. argentea;* 3, de *Sh. canadensis;* 4, section longit. d'un fruit.

5° Racines.

Comme celles de l'*Hippophae rhamnoides*, les racines des *Shepherdia* sont pourvues de nodosités, mais elles thallent peu, surtout chez *Sh. canadensis*, espèce dont la multiplication est assurée par le marcottage naturel des branches. En certains cas, les radicelles sont envahies par de nombreux mycorhizes inter et intracellulaires et peut-être, est-ce à l'abondance de ces filaments mycéliens que *Sh. canadensis* doit la propriété de résister efficacement à la sécheresse, ainsi que nous l'avons constaté pour un arbuste cultivé dans le Parc Barbey-Boissier à Chambésy, près Genève.

6° Habitat.

Les *Shepherdia* vivent dans l'Amérique du Nord. *Sh. canadensis* et *Sh. argentea* croissent le long des cours d'eau, sur les rives des lacs, du 35° au 65° de latitude nord et peuvent s'élever des rives de la mer jusqu'à une altitude de 3500 m (Utah). *Sh. rotundifolia*, dont les organes aériens sont bien protégés contre la sécheresse et le froid par un revêtement épais et tomenteux, ne se rencontre que sur les hauts plateaux de l'Utah, à une altitude de 2000 à 4000 mètres.

C. Elaeagnus.

a) Germination des graines.

Il est difficile de faire germer les graines des *Elaeagnus* (graines exalbuminées, à réserves variables, mais contenant toujours beaucoup d'amidon); elles doivent au préalable être „stratifiées" suivant le terme des jardiniers, c'est-à-dire placées dès l'automne dans du sable légèrement humide; elles germent alors dans le courant de mai. Malgré de nombreux essais, nous n'avons pu réussir que la germination de l'*E. multiflora* et celle de l'*E. hortensis*, probablement à cause du mauvais état de nos graines qui étaient vraisemblablement trop vieilles.

Germination de l'*E. multiflora*. Les fruits de l'*E. multiflora* sont mûrs vers la fin juin; ils se dessèchent en-

suite sur les arbustes à la façon des cerises et tombent en juillet-août, munis de leur pédoncule. On les place alors en entier, car il est difficile et inutile d'enlever la pulpe desséchée, dans un sol formé de sable et d'un peu de terreau, en les recouvrant à peine. Vers le 5 mai (fig. 17, *1*), une jeune plantule avait un hypocotyle de 18 mm, renflé vers le collet et une radicule de



Fig. 17.
Etude de la germination de l'*Elaeagnus multiflora*. – Différents stades du développement de la plantule.

8 mm; le 15 mai (fig. 17, *2*), un hypocotyle de 30 mm, une radicule de 15 mm, mais les cotylédons sont encore enfermés dans les téguments de la graine; le 30 mai (fig. 17, *3*), les cotylédons sont dégagés et légèrement écartés l'un de l'autre. La fig. 17 nous montre la suite du développement.

On voit donc: 1° que la radicule s'allonge beaucoup moins vite que dans l'*Hippophae rhamnoides* et qu'elle ne se ramifie qu'après la formation des premières feuilles, contrairement à ce qui se passe d'ordinaire, peut-être à cause de l'abondance des réserves cotylédonaires; 2° que les radicelles forment quatre rangées rapprochées deux à deux (mode diplostique); 3° que l'hypocotyle, beaucoup plus fort que chez les *Hippophae* et plus long (long. 45 mm), est renflé vers le collet et atténué au-dessous des cotylédons, région dans laquelle il porte des poils plus ou moins étoilés comme

le reste de la tige (épicotyle); 4° que les cotylédons portés par un pétiole de longueur appréciable sont élargis et de forme sagittée vers la base; que ces cotylédons sont épuisés et desséchés après le développement de la 5ème feuille; 5° que les deux premières feuilles seules de l'épicotyle sont opposées et que les suivantes sont isolées (divergence $^2/_5$); que l'épicotyle et ses feuilles sont recouverts de poils écailleux et étoilés, mais que les cotylédons sont absolument glabres.

Germination de l'*E. hortensis*. La plantule de l'*E. hortensis* a le même aspect général que celle de l'*E. multiflora*, toutefois l'hypocotyle ne porte pas de poils au voisinage des cotylédons, et ceux-ci, de forme elliptique, ne sont point sagittés à leur base.

b) Végétation de la plante adulte.

1° Tiges.

Développement des rameaux. Les tiges végètent différemment, suivant que l'espèce est à feuilles caduques ou à feuilles persistantes.

Lorsque la plante est à feuilles caduques (*E. hortensis, E. umbellata, E. argentea*, etc.) les bourgeons sont plus gros que dans les espèces à feuilles persistantes et se développent au printemps. Le jeune ramule donne d'abord de petites feuilles à l'aisselle desquelles naissent une ou plusieurs fleurs (2—7), puis s'allonge en une pousse uniquement feuillée. Dans quelques espèces d'*Elaeagnus* (*E. umbellata*), les feuilles-bractées tombent en été et les fruits forment à l'automne des grappes à la base dénudée des rameaux; ailleurs elles subsistent (*E. multiflora*), et l'aspect des rameaux est bien différent.

Lorsque la plante est à feuilles persistantes (*E. pungens*), les bourgeons sont très petits et se développent avec une grande rapidité vers la fin de l'été pour donner des rameaux qui commencent par s'allonger avant de produire des fleurs. Celles-ci naissent directement à l'aisselle des feuilles ou sur de courts ramules latéraux, non à la base des rameaux nouvellement formés, comme dans les *Elaeagnus* à feuilles caduques, mais dans leur région moyenne ou vers leur pointe. Ces rameaux continuent à s'accroître de façon très lente pendant tout l'hiver et leurs feuilles n'acquièrent leur taille définitive que vers la fin du printemps.

Bourgeons multiples. Remplacement des rameaux. Les rameaux des *Elaeagnus* (*E. umbellata, E. multiflora, E. hortensis*, etc.) portent souvent des bourgeons qui paraissent doubles ou triples: à côté d'un gros bourgeon (fig. 18), il s'en trouve un ou deux autres plus petits, indépendants en apparence, mais qui ont pris naissance sur le gros bourgeon alors qu'il était très jeune, à l'aisselle de bractées dont ils ont déterminé la chute. Le bourgeon principal se développe généralement seul et donne un rameau qui pourra être remplacé par le fonctionnement de l'un des bourgeons situés

à sa base s'il vient à être détruit pour une cause quelconque, d'où le nom de bourgeons de remplacement donné à ces organes.

Le remplacement des rameaux est particulièrement intéressant dans *E. hortensis* (fig. 18, I, II) et constitue pour cette plante un mode de résistance à l'extrême sécheresse ou au froid rigoureux. En effet, dès le commencement de la mauvaise saison, on voit dépérir

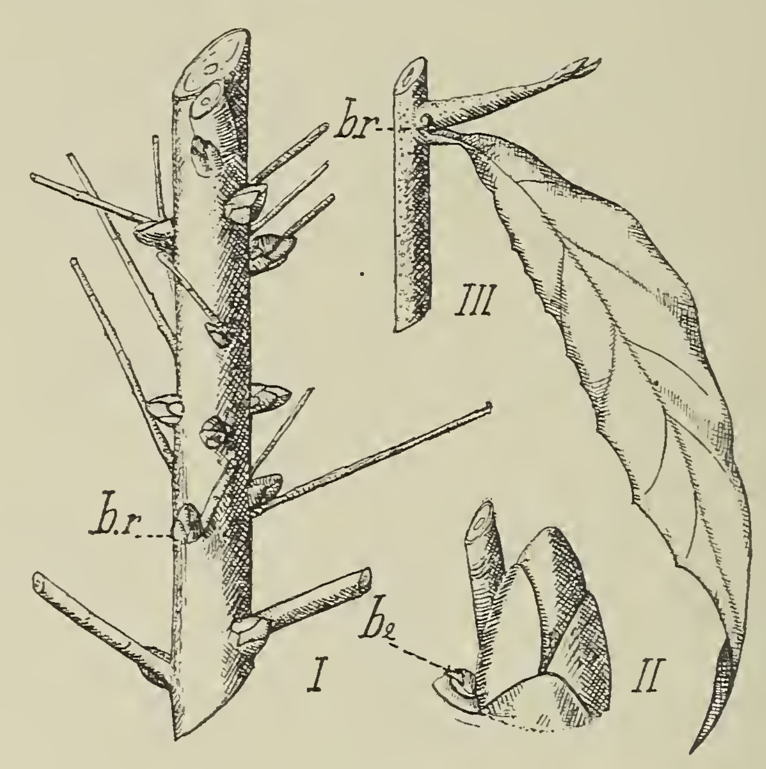


Fig. 18.

Ramification de la tige des *Elaeagnus* — I, tige de *E. hortensis*; br, bourgeon de remplacement; II, bourgeon de remplacement, à la base duquel, en b_2, on distingue déjà le bourgeon qui remplacera la tige issue du bourgeon principal; III, tige de *E. pungens* ssp. *reflexa*.

un grand nombre de ramules, tandis qu'il se forme en même temps à leur base, au voisinage immédiat de la branche, de gros bourgeons pyramidaux, verdâtres, véritables réservoirs de vie d'où naîtront de nouvelles frondaisons dès le retour de meilleures conditions pour la végétation.

Spinescence. Quelques espèces d'*Elaeagnus* deviennent épineuses quand certaines conditions de milieu sont réalisées (*E. hortensis*, *E. umbellata*, *E. pungens*, etc.); d'autres, paraissent n'avoir jamais d'épines (*E. macrophylla*, *E. triflora*, *E. conferta* etc.). La spinescence, comme nous l'avons déjà constaté pour les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, varie beaucoup avec le milieu et l'âge. Un milieu sec et pauvre la favorise, tandis que la culture et l'âge l'amoindrissent et peuvent même la faire disparaître; enfin, elle peut être capricieuse et apparaître brusquement sur certains jets particulièrement vigoureux, alors que le reste de la plante est inerme. (*E. umbellata* ssp. *parvifolia*, *E. acuminata*).

Réflexion des rameaux. La réflexion des rameaux, quand elle est susceptible de se produire, s'opère au bout d'un temps variable; ainsi, chez *E. triflora*, les rameaux sont récurvés à la pointe dès la première année; chez *E. pungens* ssp. *reflexa*, ils ne sont infléchis vers le sol que lorsqu'ils ont acquis un grand allongement, soit au bout de deux ou trois ans; enfin, la réflexion des rameaux est plus tardive encore chez *E. hortensis*, car elle ne se

produit que chez les arbustes âgés d'une trentaine d'années environ.

Revêtement des tiges—Taille—Durée. Les jeunes tiges sont toujours abondamment recouvertes d'une couche de poils en forme d'écailles peltées, plus ou moins étoilées. Ces poils sont argentés, d'un jaune clair ou d'un ferrugineux plus ou moins foncé; ils deviennent grisâtres après leur dépérissement et finissent par tomber au bout d'un temps variable, mais inférieur à deux ou trois ans.

La plupart des *Elaeagnus* sont des arbustes de 2 à 4 mètres de hauteur; cependant certains d'entre eux sont de véritables arbres (*E. arborea, E. hortensis*). Nous n'avons que bien peu de renseignements sur leur durée; toutefois, ceux d'entre eux qui sont arborescents doivent parvenir à un âge avancé, si l'on en juge par leur taille; ainsi, l'on peut voir au Parc de la Tête d'Or à Lyon, des *E. hortensis* dont les tiges ont un diamètre de 40 à 50 centimètres environ.

2⁰ Feuilles.

Durée. Nous savons déjà que les feuilles des *Elaeagnus* sont caduques ou persistantes. Les feuilles caduques sont généralement moins fermes que les feuilles persistantes et tombent à l'automne alors qu'elles sont encore vertes. Les feuilles persistantes vivent environ deux ans; nées à l'automne, elles traversent deux hivers et meurent dans l'année qui suit, en prenant peu à peu une teinte légèrement jaunâtre.

Macules. Certaines feuilles persistantes, appartenant surtout aux espèces des pays tropicaux, présentent des macules, soit rousses ou brunâtres (*E. triflora*, Java; *E. latifolia*, Indoustan), soit d'un noir verdâtre (*E. rotundifolia*, Ceylan; *E. ferruginea*, Sumatra). Ces macules apparaissent de bonne heure et il en existe déjà sur les jeunes feuilles à leur sortie du bourgeon. Leur couleur foncée semble favoriser l'absorption des rayons calorifiques; toutefois comme il s'agit d'espèces vivant dans les pays chauds, ce résultat est-il bien avantageux pour la plante? L'anatomie de la feuille nous montrera que ces macules sont constituées par des substances tannoïdes accumulées dans certaines cellules du parenchyme palissadique et demeurant inutilisées jusqu'à la chute des feuilles.

Panachure. Les feuilles d'une espèce du Japon, *E. pungens*, sous l'influence de conditions qui nous sont inconnues, mais vraisemblablement pathologiques, peuvent devenir panachées: la panachure n'atteint jamais toutes les feuilles de l'arbuste et occupe, suivant les variétés, tantôt une notable partie de la surface du limbe, tantôt sa marge seulement. Comparées à celles des arbustes à feuilles normales, les fleurs des sujets à feuilles panachées sont plus grosses, plus cylindriques, moins nombreuses et ne semblent pas donner de fruits; mais nous reviendrons sur la question de la panachure dans la partie anatomique de notre travail.

Pubescence. Les jeunes feuilles, à leur sortie du bourgeon, sont toujours revêtues de poils sur leurs deux faces. Tandis que

ceux de la face supérieure tombent le plus souvent par suite d'une forte cuticularisation des parois externes de l'épiderme supérieur (le dessus des feuilles adultes est généralement glabre), ceux de la face inférieure subsistent et le dessous des feuilles demeure toujours très pubescent; cependant chez *E. argentea* et *E. hortensis*, les deux faces de la feuille conservent leurs poils argentés.

Lorsque les poils sont très étoilés ou en houppes, la feuille paraît tomenteuse; lorsqu'ils sont écailleux et discoïdes, elle est lisse et luisante.

Il est des espèces pour lesquelles le tomentosisme constitue un caractère absolument fixe (*E. Grijsii*), mais il en est d'autres chez lesquelles il est assez variable. Ainsi, chez *E. hortensis*, il est particulier à la variété β *orientalis*, où il est surtout accusé lorsque la plante est jeune ou lorsqu'elle est cultivée; il peut aussi varier sur la même plante, et dans ce cas ce sont toujours les rameaux les plus forts et les mieux nourris qui sont les plus tomenteux. Ces observations, jointes à celles qui se rapportent à la spinescence, montrent combien il importe au botaniste descripteur de connaître la biologie des plantes qu'il se propose de classer s'il ne veut pas s'exposer à séparer des formes qui ne diffèrent entre elles que par des caractères d'adaptation, souvent très variables.

Protection des feuilles contre la dessication. Les feuilles des *Elaeagnus* peuvent, comme celles d'autres plantes, éviter une trop grande perte d'eau par une cuticularisation appropriée des parois de leur épiderme, par la production de poils protecteurs, ou en prenant des inclinaisons convenables; mais certaines d'entre elles (*E. conferta*) s'opposent d'une façon particulière à cette déperdition et semblent parfois circonscrire leur surface d'évaporation par la formation d'une ceinture de liège dont l'assise génératrice s'établit au sein du mésophylle, à quelque distance de la marge (fig. 98).

Développement des feuilles. L'exfoliation d'un bourgeon en activité montre que les feuilles des *Elaeagnus* se développent comme dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia*; c'est-à-dire

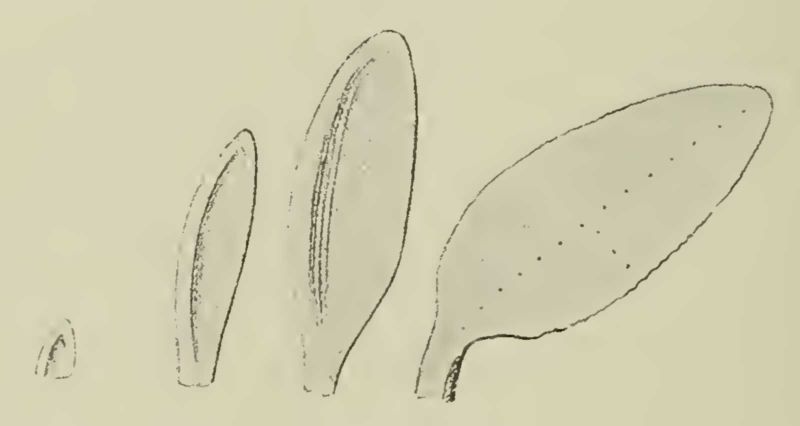


Fig. 19.
Développement de la feuille de *Elaeagnus pungens*.

qu'après la formation d'un léger mamelon s'accroissant par son extrémité, la région d'accroissement se déplace vers la base et organise peu à peu, du sommet vers la base, le limbe puis le pétiole, organes qui semblent sortir successivement de la tige; après quoi,

il n'y a plus de zone de croissance localisée et le développement (fig. 19) se fait à peu près uniformément dans toute l'étendue de la feuille, comme on peut s'en rendre compte en traçant à l'encre grasse, sur une jeune feuille, des traits également espacés. Néanmoins, la toute jeune feuille, à sa sortie du bourgeon, n'est pas exactement un modèle réduit de la feuille adulte, c'est-à-dire qu'il n'existe pas les mêmes proportions entre ses différentes parties. Ainsi, dans *E. macrophylla*, la jeune feuille, pourvue d'un petit limbe ovale et d'un grand pétiole, a l'aspect d'une pelle de boulanger, tandis que dans la feuille adulte le pétiole est environ trois fois moins long que le limbe; de même, dans toutes les espèces, les jeunes feuilles sont de forme toujours plus allongée que les feuilles complètement développées.

Préfoliaison. En plongeant les bourgeons dans de la paraffine fondue et en effectuant ensuite des coupes transversales (fig. 20), on peut étudier avec facilité la disposition des feuilles à l'intérieur de ces bourgeons. Elles sont étroites, un peu repliées longitudinalement du côté interne, séparées les unes des autres par

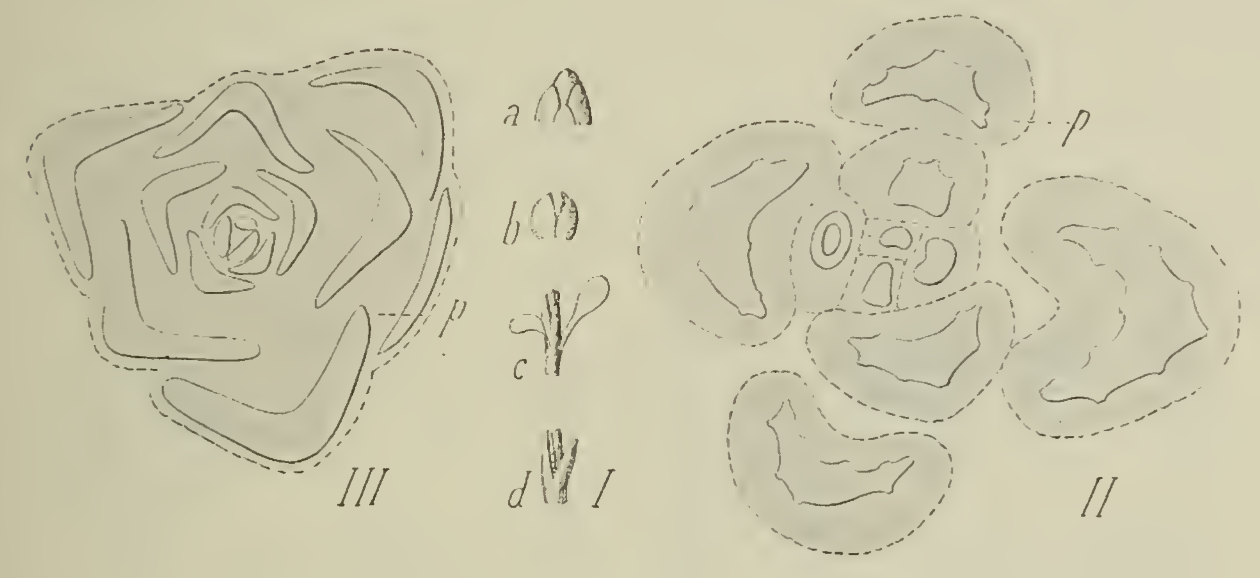


Fig. 20.
Bourgeons des *Elaeagnus* – I: a, bourgeon de *E. hortensis*; b, de *E. multiflora*; c, de *E. macrophylla*; d, de *E. pungens*. II, bourgeon de *E. pungens* en section transversale. III, bourgeon de *E. hortensis* ssp. *orientalis*.

un épais feutrage de poils et font entre elles un angle de divergence égal à $^2/_5$. Elles sont étroitement imbriquées quand le bourgeon se développe au printemps (*Elaeagnus* à feuilles caduques) et elles sont au contraire écartées les unes des autres quand elles doivent s'épanouir à l'automne (*Elaeagnus* à feuilles persistantes).

3° Fleurs.

On sait que les fleurs des *Elaeagnus* (fig. 21) naissent isolément ou par groupes, de 2—7, à l'aisselle des feuilles, soit au printemps, soit à l'automne; qu'elles sont hermaphrodites avec 4 étamines et un carpelle uniovulé; qu'elles sont pourvues d'un pédicelle plus ou moins long, d'un périanthe d'abord rétréci autour de l'ovaire non adhérent, puis dilaté au-dessus avec 4 lobes alternant avec les étamines.

Inflorescence. Lorsque les fleurs naissent en groupes à l'aisselle des feuilles, il convient de rechercher si l'inflorescence est

une grappe ou une cyme car il est aujourd'hui reconnu que ces fleurs dépendent d'un axe non développé, excessivement court. Lorsqu'on observe ces fleurs axillaires et groupées dans *E. triflora* et *E. hortensis* (fleurs ternaires), c'est toujours la fleur du milieu (fig. 21, *11*) que l'on voit apparaître la première; après quoi, les deux autres fleurs se développent, soit simultanément, soit l'une après l'autre; le rameau floral est donc terminé par une fleur (inflorescence définie), et c'est bien une cyme que nous avons. La production de plusieurs fleurs à l'aisselle d'une même feuille nous paraît constituer un caractère d'infériorité, car une ou deux seulement de ces fleurs sont susceptibles de se développer; les autres, faute de place, sont atrophiées, tombent à terre et représentent une perte pour l'organisme végétal.

Développement de la fleur. Etudions le développement de la fleur de l'*E. pungens* ssp. *Simoni* (fig. 21).

En septembre, on trouve sur les pousses nouvellement développées des boutons floraux globuleux (*1*), courtement pédicellés, d'un diamètre d'un millimètre environ; en les fendant d'un côté seulement et en les étalant, on voit que les étamines, égales entre elles, ont déjà atteint un développement très avancé (*3*), tandis que la feuille carpellaire est encore réduite à une courte lame incomplètement repliée autour du mamelon ovulaire. L'examen au microscope de fleurs plus jeunes encore (*5*) et placées dans l'hydrate de chloral apprend que les quatre étamines naissent

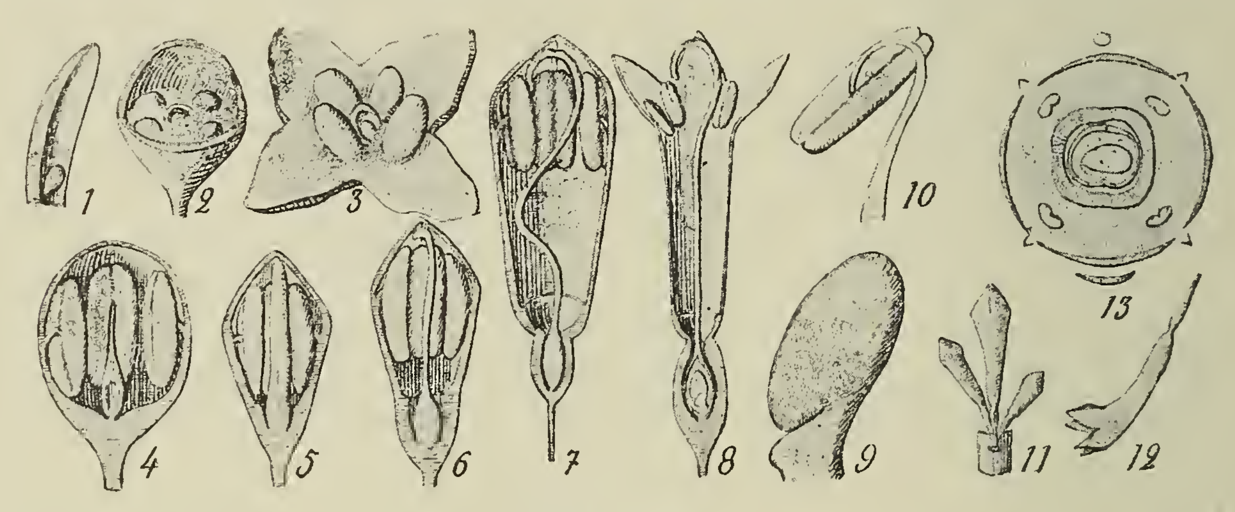


Fig. 21.

La fleur des *Elaeagnus* — 1—8, différents stades du développement de la fleur de *E. pungens;* 9, ovule présentant une espèce d'obturateur sur le funicule; 10, étamine de *E. conferta;* 11, fleurs de *E. umbellata* (cyme); 12, périanthe d'une fleur de *E. umbellata*, recourbé par l'action de l'héliotropisme; 13, diagramme d'une fleur d'*Elaeagnus*.

simultanément sous la forme de 4 émergences, de formation plus hâtive qu'un mamelon central constituant l'ébauche de l'unique carpelle. Dans la suite du développement de l'étamine (*4—8*), ou constate que le filet n'apparaît qu'après l'anthère: celle-ci d'abord basifixe, comme dans le genre *Hippophae*, devient peu à peu dorsifixe par suite de l'allongement qu'elle subit vers sa base.

Lorsque la fleur a de 3 à 4 millimètres de longueur, sa forme générale est celle d'une pyramide quadrangulaire (*5*) dont la pointe correspondrait au pédicelle; le périanthe est donc resserré autour de l'ovaire maintenant fermé, mais ne lui est pas adhérent; le

mamelon ovulaire est allongé; il a déjà commencé son mouvement de réflexion et présente l'ébauche de deux téguments.

A un stade plus avancé (fleur de 5 mm), l'ovule est complètement réfléchi et le style, insinué entre les anthères, touche le sommet de la fleur *(6)*. C'est à ce moment que s'établit dans le périanthe une zone d'accroissement au-dessus de la partie qui enserre l'ovaire, zone qui organise rapidement la partie dilatée et tubuleuse du périanthe ou limbe. Ce limbe, d'abord verdâtre comme les lobes (préfloraison valvaire), prend en même temps qu'eux une teinte de plus en plus claire par destruction de la chlorophylle et devient d'un blanc jaunâtre ou même complètement blanc. Le limbe et le style s'allongent simultanément et de la même façon; c'est-à-dire par un mode basipète, mais le développement du style étant plus rapide que celui du limbe, il s'ensuit que l'extrémité de cet organe (7) vient buter contre le sommet de la fleur, ce qui détermine un enroulement de la pointe et une flexion plus ou moins accentuée de la partie qui est au-dessous des anthères.

Le pédicelle floral demeure assez court, 4—5 mm au maximum, et s'accroît au voisinage de son insertion sur la branche (mode basipète); d'abord redressé, il s'infléchit ensuite vers la sol, entraîné par le poids de la fleur.

Lorsque la fleur a atteint sa taille définitive, l'intérieur des lobes devient papilleux, turgescent, s'accroît davantage que la surface externe et la fleur s'ouvre; le style s'allonge alors un peu en redressant ses flexions; mais, lorsque ce redressement ne se produit pas, la fleur paraît brachystylée comparativement aux autres.

Les anthères s'ouvrent par deux fentes longitudinales avec reploiement des lèvres vers l'extérieur; la déhiscence s'effectue pendant l'épanouissement de la fleur et parfois même un peu avant. Les fleurs répandent alors une odeur agréable rappelant celle de l'œillet et sécrètent, en très petite quantité, dans le fond du limbe un nectar d'une saveur à la fois poivrée et sucrée.

Par un phénomène d'irritabilité, la sécrétion de ce liquide peut être brusquement augmentée en sectionnant le limbe au-dessus de sa région nectarifère.

La floraison commence à l'automne et se continue pendant tout l'hiver, même sous la neige, jusque vers la fin janvier. Lorsque la fécondation a eu lieu, la fleur se referme, le limbe du périanthe se dessèche et devient grisâtre, tandis que la partie tubuleuse du périanthe, celle qui enserre la base du style, grossit et donne une induvie ou faux-fruit, l'ovaire demeurant mince et devenant membraneux.

Développement et morphologie comparés de la fleur dans le genre *Elaeagnus*. Le développement de la fleur dans le genre *Elaeagnus* suit la marche générale que nous venons de décrire, mais il présente des variations qui aboutissent à la formation de fleurs différentes d'aspect et dont les caractères particuliers sont assez fixes pour servir utilement à la détermination des espèces. Ainsi:

1⁰ Le pédicelle floral qui demeure assez court chez *E. pungens* peut être plus court encore (*E. conferta*), ou peut continuer son allongement pendant la maturation du fruit, de façon à acquérir une grande longueur (*E. multiflora, E. triflora*); il est en outre dressé ou plus ou moins incliné.

2⁰ La partie tubuleuse du périanthe peut se garnir plus ou moins tôt de poils à l'intérieur et prendre des formes diverses: conique chez *E. conferta*, par exemple, elle est globuleuse dans *E. argentea*, et ellipsoïde chez *E. hortensis*, etc.

3⁰ La région nectarifère (base du limbe) est glabre ou pubescente, diffuse ou limitée par un bourrelet; enfin elle peut constituer un disque très proéminent, conique, s'élevant autour de la base du style (*E. hortensis*) et, dans ce cas particulier, on constate que le disque apparaît longtemps après le carpelle.

4⁰ Le limbe du périanthe est de formes diverses: urcéolé, campanulé, tubuleux, etc., glabre à l'intérieur, revêtu de poils argentés ou ferrugineux à l'extérieur.

5⁰ Le style est droit ou recourbé à la pointe, glabre ou pubescent, inférieur ou supérieur aux anthères, stigmatique sur une longueur variable.

6⁰ Les anthères, toujours dorsifixes, sont plus ou moins grandes, plus ou moins arrondies et portées par des filets généralement très courts.

Anomalies florales. Ces anomalies (fig. 22) portent a) sur le périanthe; b) sur l'androcée; c) sur le gynécée; d) sur l'inflorescence.

a) Sur le périanthe. Le périanthe des fleurs des *Elaeagnus* présente normalement 4 divisions; mais dans quelques espèces et très fréquemment chez *E. hortensis* (fig. 22, *1*), il peut exceptionnellement comprendre de 5 à 8 lobes. Les lobes supplémentaires semblent provenir de la bipartition inégale des pièces du calice normal, et chacune de ces pièces secondaires est innervée comme une pièce normale, soit un faisceau médian et deux marginaux (par la modification d'un faisceau marginal du lobe primitif). On observe pourtant de nombreuses anomalies dans cette innervation.

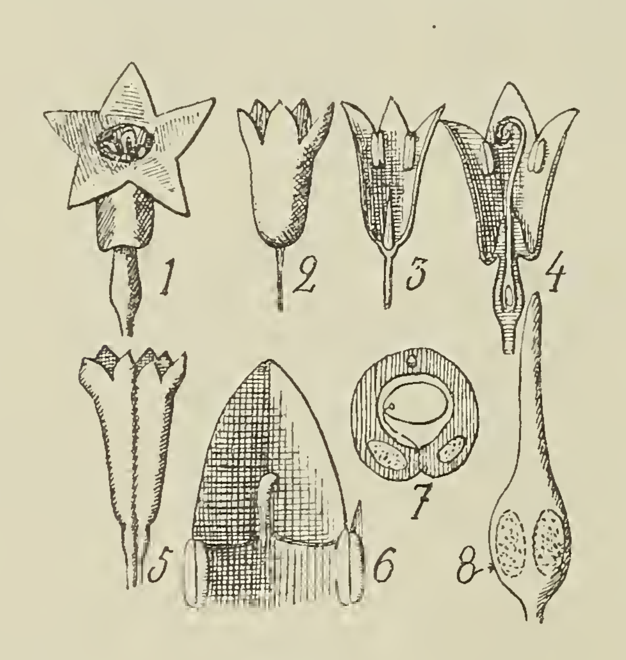


Fig. 22.

Anomalies de la fleur des *Elaeagnus* — 1, fleur de *E. hortensis* à 5 lobes; 2–3, fleurs stériles de la même espèce; 4, fleur normale; 5, fleurs géminées de *E. umbellata*; 6, production d'un staminode en face de chaque lobe du périanthe (*E. macrophylla*); 7–8, carpelles avec sacs polliniques (*E. pungens*).

b) Sur l'androcée. Il y a toujours autant d'étamines que de pièces au périanthe; de sorte qu'il existe un nombre d'étamines supérieur à 4 quand le nombre des pièces du périanthe est anormalement augmenté. En outre, lorsque les étamines sont nombreuses, 6—8, elles sont pressées les unes contre les autres

et il se produit fréquemment des géminations entre elles. Enfin, les fleurs de l'*E. macrophylla* (fig. 22, *6*) présentent souvent une anomalie qui les rapproche de celles des *Shepherdia*, lesquelles ont 8 étamines: elle consiste dans la présence de 4 staminodes insérés en face et à la base des lobes du périanthe et alternant avec les 4 étamines normales. Ces staminodes sont formés par un filet vasculaire terminé par un moignon cellulaire sans sacs polliniques.

c) Sur le gynécée. 1° L'unique carpelle peut avorter plus ou moins complètement (fig. 22, *2*, *3*) jusqu'à n'être plus représenté que par un court stylet; dans ces conditions, la fleur devient mâle par avortement, ainsi qu'il arrive fréquemment sur l'*E. hortensis*. 2° Chez *E. pungens*, les parois du carpelle peuvent contenir, comme chez *Hippophae rhamnoides*, des loges d'anthères le long de la ligne de suture (fig. 23, *8*); mais cette anomalie n'est visible qu'à l'aide de coupes examinées au microscope. La situation de ces loges indique que l'ovaire est l'homologue du connectif des anthères; en outre, la disparition presque complète du style et du stigmate montre que ces parties du carpelle ne sont représentées dans l'étamine que par le petit bec qui prolonge parfois le connectif. Dans le cas de l'anomalie que nous signalons, le carpelle peut donc être considéré comme l'équivalent d'une anthère sessile.

d) Sur l'inflorescence. Lorsqu'il naît un groupe de fleurs à l'aisselle d'une même feuille, il se produit fréquemment une concrescence des méristèmes voisins, en sorte qu'il s'organise des fleurs géminées (fig. 22, *5*) dont les limbes et les pédicelles sont soudés longitudinalement l'un à l'autre (*E. umbellata*).

Pollinisation. La pollinisation se fait le plus souvent par l'intermédiaire des insectes, attirés par une exsudation de nectar à l'intérieur du limbe floral: ainsi, voit-on les bourdons visiter activement les premières fleurs de l'*E. pungens* à l'automne; cependant un petit nombre d'espèces d'*Elaeagnus* (*E. conferta*) semblent réaliser les conditions de plantes anémophiles. En effet, les anthères sont portées en croix, d'une façon excessivement mobile, par un filet allongé et recourbé en potence à son extrémité; les lobes du périanthe sont très étalés de manière à bien découvrir les étamines et les grains de pollen sont très petits: toutes dispositions propres à favoriser l'action du vent.

Autofécondation. B. Knuth (54) dans son „Handbuch der Blütenbiologie", dit avoir observé aux environs de Tokio, l'*E. multiflora* et émet l'opinion que l'autofécondation doit être fréquente.

Cette opinion nous paraît exacte et pourrait être renouvelée pour beaucoup d'autres *Elaeagnus* car on trouve fréquemment en contact, et les anthères mûres, ouvertes, et le stigmate très visqueux, auquel adhèrent les grains de pollen de la même fleur dès qu'ils sont mis en liberté. En ce qui concerne l'*E. pungens*, aucun doute ne subsiste quant à cette manière de voir. Nous savons en effet que les fleurs de cette plante se développent en tout temps pendant l'hiver et même sous la neige. A ce moment

on n'aperçoit aucun insecte; certaines fleurs ne s'ouvrent même pas et la fécondation se produit néanmoins. On peut aussi facilement éliminer le rôle possible des insectes en entourant d'une gaze fine les rameaux florifères, ce que nous avons fait, sans qu'ils produisent, pour cela, moins de fruits que les autres parties semblables de la plante.

Il est donc bien démontré que les insectes ne sont nullement indispensables à la fécondation des fleurs de l'*E. pungens* et que l'autofécondation, présumable dans bien des cas, devient évidente en hiver pour les fleurs qui ne s'ouvrent pas.

Hybridation. Le phénomène de l'hybridation a été signalé chez les *Elaeagnus* par Maximowicz (65) pour la forme *E. glabro-pungens*, laquelle aurait le port de l'*E. glabra* et dont les autres caractères seraient ceux de l'*E. pungens*. Cette double parenté ne nous paraît pas très bien établie et nous croyons plutôt qu'il s'agit d'une simple variété de l'*E. pungens* (cf. Première Partie, p. 84); l'hybridation, toutefois, nous paraît plus certaine pour la plante que nous avons dénommée *E. submacrophylla*.

La question de l'hybridation chez les *Elaeagnus* est donc simplement posée et il est nécessaire d'entreprendre des expériences pour la résoudre avec certitude.

4º Fruits.

Nous savons que c'est la partie inférieure du périanthe qui, en grossissant, donne naissance à un faux-fruit ou induvie, l'ovaire restant mince et membraneux. Le fruit véritable est donc un akène, tandis que le faux-fruit est une drupe dont le noyau est épais, scléreux, comme chez *E. argentea, E. hortensis, E. fasciculata, E. pyriformis* (fig. 23, *1*), ou membraneux (fig. 23, *2*) avec huit côtes saillantes fibreuses, comme dans la plupart des *Elaeagnus*. La partie charnue est rougeâtre et de saveur acidulée.

Lorsque le noyau est membraneux, sa face intérieure est revêtue d'un feutrage de poils abondants; mais, lorsqu'il est dur et épais, il est presque glabre intérieurement, comme s'il se produisait une espèce de balancement entre l'épaisseur de la coque et celle du revêtement pileux en vue de la protection de la graine.

Un noyau membraneux pourvu de sa graine peut séjourner pendant des mois entiers sur l'eau sans s'enfoncer tandis qu'un noyau épais ne peut flotter. Cette remarque peut servir à expliquer la répartition de certaines espèces; ainsi il est possible que l'*E. triflora* que l'on trouve dans les îles Malaises, à Java, à Sumatra et en certains points de l'Australie, ait été transporté par ses graines d'une île à l'autre.

Fig. 23.
L'induvie et son noyau, le fruit, chez *Elaeagnus pungens* — n, noyau; p, poils; o, ovaire desséché et membraneux; g, graine.

Les fruits de quelques espèces d'*Elaeagnus*: *E. multiflora*, *E. hortensis* sont bons à manger, et tous sont recherchés par les oiseaux. Leur saveur est généralement douce, acidulée, légèrement astringente. Ceux de l'*E. multiflora* sont parfois employés au Japon pour préparer une espèce de vin et d'excellentes confitures; ceux de l'*E. hortensis* sont utilisés en thérapeutique à cause de leurs propriétés astringentes et ils sont distillés au Thibet, après fermentation, en vue d'une production d'alcool.

5⁰ Racines.

Les racines des *Elaeagnus* sont pourvues de nodosités comme celles des *Hippophae* et des *Shepherdia*; elles ne drageonnent que dans un petit nombre d'espèces (*E. hortensis*, *E. argentea*). Les boutures réussissent généralement bien et on les emploie surtout pour propager les formes stériles, à feuilles panachées (variétés de l'*E. pungens*). Elles se font vers la fin août, un peu avant la poussée des jeunes rameaux, alors que les tiges sont abondamment pourvues d'amidon; pour cela, on coupe des rameaux, longs de 25 centimètres environ, et on les plante sous un abri vitré, dans un sol humide formé de sable et d'un peu de terreau. Ces rameaux, pourvus de leurs feuilles et protégés contre la dessication, peuvent persister à l'état de vie ralentie, avec un simple bourrelet à leur base, pendant une durée de 6 à 7 ans, d'après le jardinier que nous avons consulté; mais, d'ordinaire, le bourrelet produit des racines adventives peu après sa formation, c'est-à-dire vers la fin de l'année qui suit la mise en terre.

6⁰ Parasitologie.

a) Animaux parasites. — 1⁰ L'*E. pungens* porte souvent sur ses rameaux et à la face inférieure de ses feuilles un gros insecte hémiptère du groupe des Coccides dont les mâles et les femelles sont aptères. Ces animaux se déplacent faiblement quand ils sont jeunes et se fixent ultérieurement par leur rostre. Quand les œufs parthénogéniques ou fécondés sont pondus, le corps de la femelle se dessèche et prend l'aspect d'un bouclier placé au-dessus de ces œufs; il a alors la grosseur d'une coccinelle. Ce parasite est vraisemblablement le *Chronaspis difficilis* Cock., signalé sur les *Elaeagnus* du Japon par Cockerell.[1])

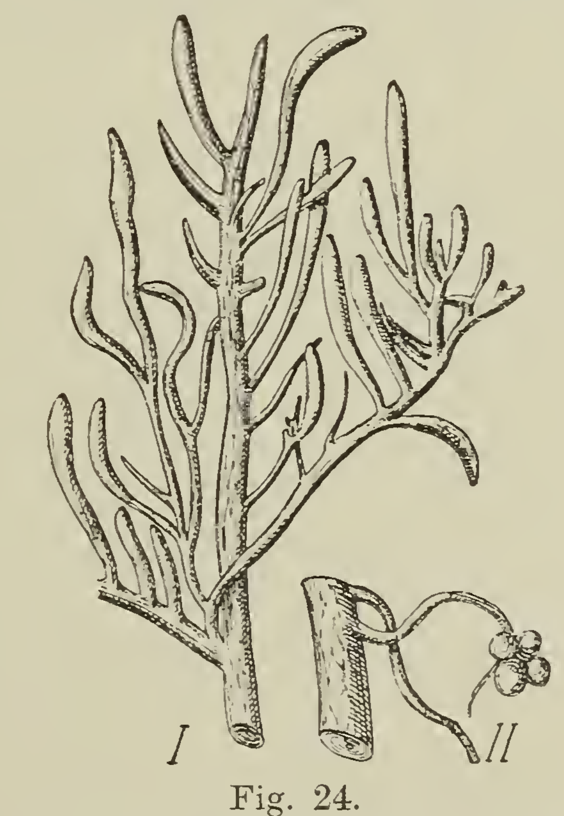


Fig. 24.

I, Racines de *Elaeagnus hortensis*, hypertrophiées sous l'action de la piqûre d'un insecte; II, une radicelle avec de grosses nodosités.

Certains insectes, pucerons? s'attaquent aussi aux racines de l'*E. hortensis* (fig. 24) et

[1]) Cockerell: Bull. Dep. Agric. Entom., no. 4 (1896).

en déterminent l'hypertrophie en même temps qu'une abondante ramification.

2⁰ Un spécimen de l'*E. glabra* nous a montré l'installation d'une larve dans une jeune fleur en bouton. Sous l'action de ce parasite dont l'espèce nous est inconnue, les organes internes de la fleur avaient disparu et le périanthe s'était transformé en une coque ellipsoïde très allongée.

b) Parasites végétaux[1]): *Capnodium Footii* Berk. et Desm., f. — *Gibberella pulicaris* Sacc., ram. — *Hendersonia Tamaricis* Cke., ram. — *Phoma elaeagnella* Cke., ram. — *Hemberlesia Camelliae* Bond ex Leonardi: Rivista di pato. veget., VI (1897). — *Hendersonia Elaeagnus.*

1⁰ Sur *E. hortensis*: *Coniothyrium Montagnei* Karst., caul. — *Cytospora Eleagni* Allesch., ram. — *Diplodia Elaeagni* Pass., ram. — *Fenestella vestita* (Fr.) Sacc., ram. — *Frankia subtilis* Brunch., rad. — *Fumago vagans* Pers., f. — *Plasmodiophora Elaeagni* Schröt., rad. — *Septoria argyraea* Sacc., f. — *Septoria Elaeagni* Desm., f. — *Septocylindrium olivascens* Thüm., f. — *Cryptothecium Elaeagni* Penz et Sacc.

2⁰ Sur *E. arborea*: *Phyllosticta argyraea* Speg., f.

3⁰ Sur *E. argentea*: *Ascochyta Elaeagni* Sacc. — *Plasmodiophora Elaeagni* Schröt., rad. — *Septoria argyraea* Sacc., f. — *Septonema argyraea* Sacc.

4⁰ Sur *E. macrophylla*: *Curcubitaria Caragnae* Karst., ram. — *Dichomera Elaeagni* Karst., ram. — *Psilothecium achroa* Syd.

5⁰ Sur *E. pungens*, ssp. *reflexa*: *Capnodium Footii* Berk. et Desm., f. — *Diplodia elaeagnella* F. Tassi, ram. = *D. Elaeagni* Pass. — *Phoma cladophila* Pass., ram. — *Septoria argyraea* Sacc. — *Septoria reflexa* P. Brun. — *Dimeromyces elaeagnella* Sieno.

6⁰ Sur *E. umbellatta*: *Coleosporium Nanbuanum* ex P. Hennings, Einige neue Jap. Uredineen, Hedwigia, 1901.

7⁰ Utilité des Elaeagnus.

Les *Elaeagnus* à feuilles persistantes (*E. pungens*) ou à feuillage argenté (*E. argentea, E. hortensis*) sont souvent employés à l'ornementation des places et des jardins.

En Asie Mineure, l'*E. hortensis*, à fortes épines, est utilisé pour confectionner des clôtures impénétrables. Les pépiniéristes recommandent pour les terrains de chasse certains *Elaeagnus* tels que l'*E. multiflora*, l'*E. umbellata* dont les fruits sont très recherchés par les faisans et les coqs de bruyère. Enfin, nous avons vu que les fruits de certaines espèces d'*Elaeagnus* sont comestibles et peuvent être utilisés en médecine ou pour la préparation de l'alcool.

8⁰ Habitat.

Certains *Elaeagnus* offrent des caractères de xérophilie très accentués: feuilles coriaces, rameaux épineux (*E. pungens, E. Henryi*); d'autres, au contraire, sans rechercher un sol aussi humide

[1]) Ex Just's Jahrb. et dans différents ouvrages.

que les *Hippophae* et les *Shepherdia*, aiment des terres fraîches. Les uns et les autres s'accommodent assez bien d'une certaine dose de calcaire: 10—15 %, mais les terrains siliceux ou volcaniques leur sont plus favorables. Exception faite pour *E. hortensis* qui vit sur les côtes de la Mer Méditerranée, ce sont des plantes de l'Asie moyenne et tropicale et de l'Insulinde (cf. Première partie).

Résumé.

Pour ne citer que les résultats les plus saillants de l'étude biologique qui précède, nous dirons que dans la famille des *Eléagnacées*:

1° La germination se fait dans un temps très variable: de 4 à 40 jours pour les graines des *Shepherdia* et des *Hippophae*, et au bout de plusieurs mois seulement pour les graines des *Elaeagnus*.

2° Les plantules présentent une racine principale avec 4 rangées de radicelles rapprochées 2 à 2, un hypocotyle très allongé (3—5 cm), s'agrandissant vers le haut, 2 cotylédons susceptibles de verdir et de fonctionner comme des feuilles normales, et une gemmule se développant différemment suivant les genres. L'épicotyle de l'*Hippophae rhamnoides* donne d'abord un certain nombre de feuilles opposées, puis des feuilles isolées à divergence $^2/_5$; celui des *Shepherdia* ne porte que des feuilles opposées et celui des *Elaeagnus*, après une première paire de feuilles subopposées, ne donne que des feuilles isolées (disposition $^2/_5$).

3° Les tiges de l'*Hippophae rhamnoides* et du *Shepherdia argentea* se ramifient par fausse di ou tri-chotomie, à la suite de l'avortement annuel de leur bourgeon terminal; celles des *Elaeagnus*, de *Sh. canadensis*, de *Sh. rotundifolia*, ont au contraire un accroissement continu.

4° La spinescence est très variable et n'apparaît dans quelques espèces que lorsque certaines conditions de milieu sont réalisées.

5° Les feuilles, après la constitution du petit bourrelet initial, lequel s'accroît par son sommet, ont un développement basipète qui se poursuit jusqu'à ce que la jeune feuille soit ébauchée dans sa forme générale (limbe et pétiole), après quoi la croissance devient diffuse.

6° Les feuilles des *Hippophae* et des *Shepherdia* sont caduques; celles des *Elaeagnus* sont caduques ou persistantes, et toutes tombent, le plus souvent, quand elles sont encore vertes.

7° Les bourgeons sont mixtes, c'est-à-dire qu'ils donnent naissance à des fleurs et à des pousses feuillées.

8° L'ordre d'apparition des pièces florales est le suivant: 1° fleurs mâles: lobes du périanthe, étamines, nectaires quand ils existent; 2° fleurs femelles: lobes du périanthe, carpelle, nectaire, limbe du périanthe; 3° fleurs hermaphrodites (genre *Elaeagnus*): lobes du périanthe, étamines, carpelle, limbe du périanthe. — Ces différentes parties semblent sortir du plateau réceptaculaire; elles s'accroissent donc par un mode basipète.

9° Les fleurs des *Hippophae* et des *Shepherdia*, surtout les fleurs mâles, présentent de nombreuses anomalies paraissant rappeler un type hermaphrodite ancestral unicarpellé et biovulé.

10° Les racines présentent des nodosités qui semblent utiles à la plante; dans certaines espèces elles sont drageonnantes: cette propriété est surtout très développée dans le genre *Hippophae*.

11° Les *Elaeagnus* peuvent être propagés par boutures, et *Shepherdia canadensis* possède la propriété, rare chez les végétaux ligneux, de se multiplier par marcottage naturel.

12° Les plantes des genres *Shepherdia* et *Hippophae* ne s'écartent guère des cours d'eau et recherchent les terrains meubles, argilo-siliceux et un peu humides; les *Elaeagnus* peuvent aussi végéter dans les mêmes conditions, mais un certain nombre d'entre eux sont adaptés à des milieux plus secs et s'accommodent de sols de composition variable, pourvus qu'ils ne soient pas trop riches en calcaire.

13° Les *Hippophae* et les *Elaeagnus* appartiennent à l'Ancien Monde (Europe et Asie), tandis que les *Shepherdia* sont particuliers à l'Amérique du Nord.

Chapitre II.

Anatomie et développement de la racine.

I. Structure primaire de la racine et de l'axe hypocotylé.

A. Genre Hippophae.

1° Structure de la racine principale.

Comme les formations secondaires apparaissent de bonne heure et gênent l'observation de la structure primaire, il y a intérêt à les éviter en étudiant la jeune plantule avant le développement de l'épicotyle; c'est-à-dire au moment où les cotylédons se libèrent des téguments de la graine et où l'axe hypocotylé a approximativement terminé son allongement. Les coupes, très petites et délicates, sont portées directement sur la lamelle quand on ne fait pas d'inclusions. On peut les colorer ou les examiner directement dans un liquide indiqué par Gérard (37) et ainsi composé: glycérine, 4; acide acétique cristallisable, 1; eau, 1.

Décrivons une coupe transversale (fig. 25) pratiquée dans la région des poils absorbants.

Ecorce: L'écorce a une épaisseur sensiblement égale au tiers du diamètre total. L'assise cellulaire la plus externe, l'assise pilifère, est formée de cellules isodiamétriques plus petites que les cellules sous-jacentes. Les poils absorbants sont unicellulaires,

cylindriques, longs de 1 mm environ et pourvus d'un noyau ellipsoïde habituellement situé vers leur extrémité. L'assise sous-jacente est formée de cellules bien unies, mais leurs parois ne sont pas encore subérifiées. La partie du parenchyme cortical située entre cette assise et l'endoderme est épaisse de 4 à 5 grosses cellules arrondies, laissant entre elles de grands méats; les plus volumineuses ont un diamètre de 80 à 95 μ. Ces cellules sont disposées en assises à peu près régulières et alternent les unes avec les autres; les plus internes sont parfois opposées à celles de l'endoderme; toutefois on ne distingue pas nettement dans l'écorce une zone interne à développement centripète et une zone externe à croissance centrifuge, car la disposition des éléments est troublée pendant l'accroissement de la racine. Pour reconnaître ces deux zones, il faut opérer des coupes au voisinage du sommet de la racine ou, mieux encore, dans une jeune radicule, au moment où elle sort de la graine; on voit alors que la zone interne est beaucoup plus importante que la zone externe, laquelle est réduite à 1 ou 2 assises de cellules. L'endoderme est formé par une assise de cellules beaucoup plus petites que les autres cellules de l'écorce, et dont les faces radiales et transverses portent un cadre lignifié, non épaissi, occupant le tiers de la largeur des parois. Avec le temps, la lignification s'étend à la totalité de la membrane cellulaire et gagne parfois les cellules de l'écorce voisines de l'endoderme, mais elle demeure toujours partielle pour les éléments endodermiques situés vers la pointe des faisceaux ligneux (cellules de passage).

Fig. 25.
Coupe transversale d'une jeune racine d'*Hippophae rhamnoides* dans la région des poils absorbants: pa, poils absorbants; ap, assise pilifère; ee, écorce externe; ei, écorce interne; end, endoderme; p, péricycle; cl, cordon libérien; mx, métaxylème; px, protoxylème; gr. 120.

Cylindre central. Le péricycle est formé d'une seule série d'éléments allongés dans le sens radial. Il y a 2 faisceaux libériens alternant avec 2 faisceaux ligneux: ceux-ci, d'abord réduits à deux îlots opposés, ne tardent pas à se rejoindre vers le centre par la différenciation d'un autre bois primaire, le métaxylème (*mx*). Les 2 faisceaux libériens présentent chacun 4 ou 5 tubes criblés et sont séparés de la lame ligneuse diamétrale par 4 bandes de tissu conjonctif, dans lesquelles naîtront quelques autres tubes criblés constituant le métaphloème. Au voisinage du bois et dans la région externe du liber, on remarque quelques gros éléments tannifères se distinguant nettement par la réfringence de leur

contenu quand la coupe n'est pas colorée. Des sections transversales en séries, de plus en plus rapprochées du sommet, montrent que la formation du bois et du liber est centripète; de sorte que les 2 faisceaux ligneux, d'abord isolés l'un de l'autre vers la pointe de la racine, arrivent à se rejoindre vers le haut, de façon à former une lame renflée dans la région centrale, laquelle est donc dépourvue de moelle.

Par des sections longitudinales, on peut constater: 1⁰ que les vaisseaux du bois sont, de l'extérieur à l'intérieur, des vaisseaux spiralés, des vaisseaux annelés, puis des vaisseaux rayés; 2⁰ que les tubes criblés ont des parois transversales légèrement inclinées sur l'axe longitudinal, un protoplasma dense et des noyaux fusiformes; 3⁰ que tous les tissus sont formés d'éléments allongés, notamment dans le péricycle dont les cellules sont pourvues de noyaux en forme d'amande et à deux nucléoles.

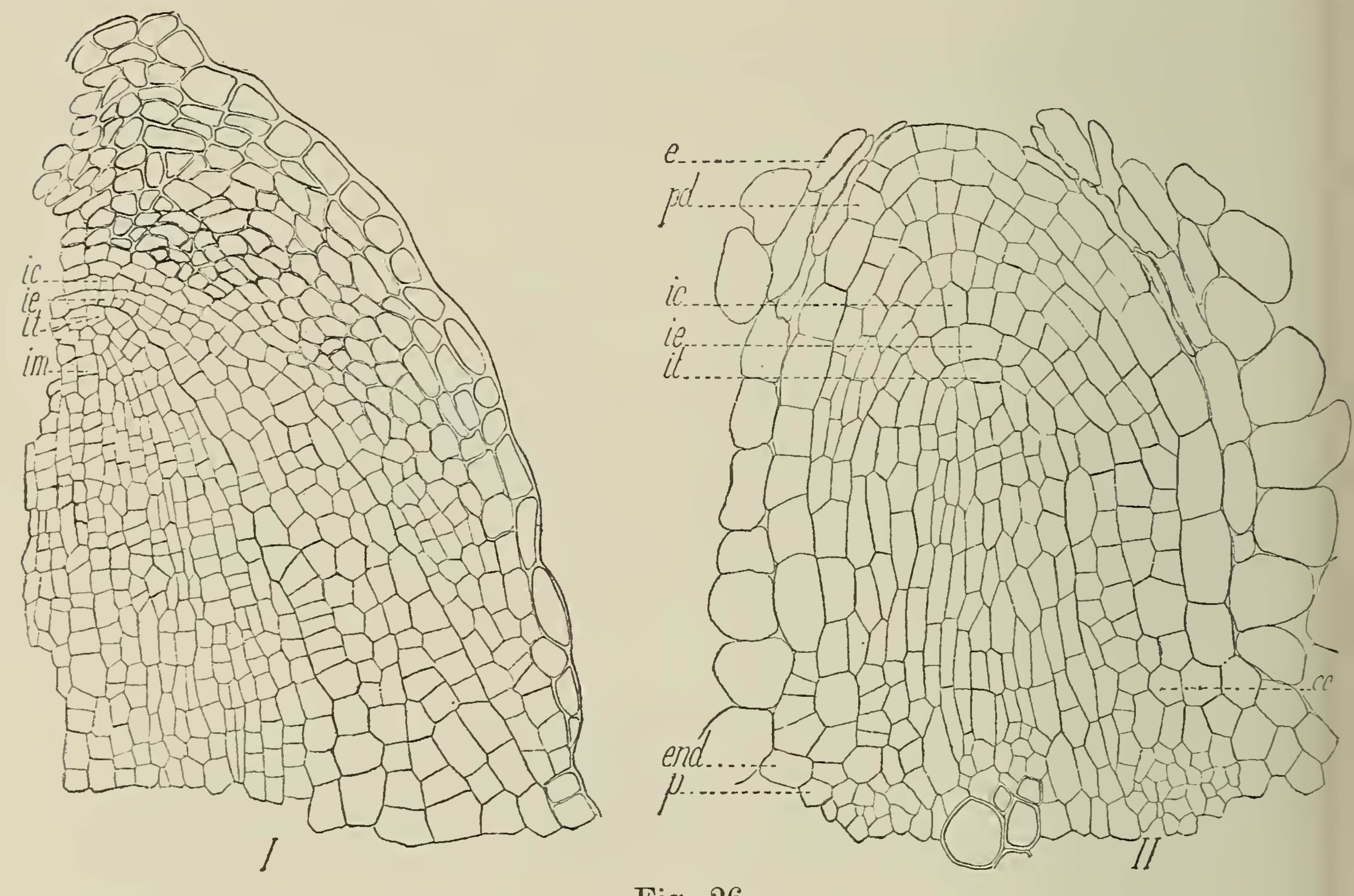


Fig. 26.

Développement de la racine chez *Hippophae rhamnoides* — I, coupe long. de la radicule d'un embryon; II, sortie d'une jeune radicelle; ic, cellules initiales de de la coiffe; ie, initiales de l'écorce; it, initiales de la tige; im, initiales de la moelle; end, endoderme; p, péricycle; cc, cellules raccordant l'endoderme de la radicelle à celui de la racine mère; gr. 130.

Structure du sommet de la racine. Nous avons étudié cette structure (fig. 26) à l'aide de matériaux paraffinés provenant, soit de la racine principale, soit de ses radicelles, soit de jeunes radicules à leur sortie de la graine. Ce sont ces derniers matériaux qui offrent les dispositions les plus régulières (I), mais il est assez difficile de réussir les coupes, à cause des matières de réserves accumulées dans les tissus, matières qui les rendent excessivement friables. Il y a trois sortes d'initiales distinctes: initiales de la coiffe, de l'écorce et du cylindre

central, réparties en 3 ou 4 assises (1 ou 2 pour l'écorce) comme l'ont reconnu avant nous Flahault (32), Van Tieghem et Douliot (105). Nous devons reconnaître que les initiales de l'écorce sont souvent peu distinctes de celles de la coiffe, et c'est sans doute pour cette raison que Flahault les a considérées comme confondues les unes avec les autres. Les cellules de la coiffe s'exfolient individuellement après une dégénérescence de leur protoplasma, qui est suivie de la formation d'une substance tannoïde de couleur brunâtre.

2⁰ Ramification de la racine principale. Insertion des radicelles.

Nous savons que la racine principale donne naissance à 4 rangées de radicelles rapprochées deux à deux. Le développement de ces radicelles a été étudié par Van Tieghem et Douliot (105), loc. cit., et ces auteurs ont trouvé qu'il était identique dans les genres *Hippophae* et *Elaeagnus*. A ces deux genres, nous adjoindrons encore le genre *Shepherdia*, ainsi qu'il résulte de nos observations personnelles; de sorte que le développement des radicelles (fig. 26, II) s'effectue d'une façon uniforme dans toute la famille des Eléagnacées. Nous laisserons Van Tieghem et Douliot décrire cette formation: „Pour former une radicelle, un arc péricylique comprenant par exemple 10 cellules, 8 d'un côté d'un faisceau ligneux, 2 de l'autre côté, prend 2 cloisons tangentielles successives séparant les 3 régions (coiffe, écorce et cylindre central) avec leurs initiales. La déviation de la radicelle est d'environ 30 à 35⁰. L'arc d'endoderme superposé dilate ses cellules et forme autour du mamelon une poche digestive; celle-ci ne tarde pas à se dédoubler par une cloison tangentielle; avant la sortie, son assise interne se dédouble encore une fois de sorte que la poche est triple au sommet; en même temps sa base est résorbée. Au moment de la sortie, l'épiderme de la radicelle a pris 4 ou 5 cloisons tangentielles et forme sous la poche une épaisse calyptre. Son écorce, terminée au sommet par 1 ou 2 initiales accompagnées de chaque côté par un segment indivis, s'est cloisonnée 2 ou 3 fois à la base où les endodermes commencent à se raccorder“.

3⁰ Insertion de la racine principale. Structure de la tigelle.

La tigelle ou axe hypocotylé fait suite à la racine principale; étudions cette région (fig. 27) pour rechercher comment ses tissus se relient à ceux de la racine:

Epiderme. La limite de l'épiderme dans la région du collet (I) est marquée par le premier gradin qui résulte de l'exfoliation de la coiffe. Au voisinage des cotylédons (zone de croissance de l'hypocotyle), les cellules épidermiques, encore en voie de division active, sont de formes diverses, polygonales et à peu près isodiamétriques. A mesure qu'on s'éloigne du sommet de l'hypocotyle pour se rapprocher de sa base, elles deviennent plus longues, plus régulières et prennent peu à peu la forme de rectangles ou d'hexagones très allongés. Cet épiderme est dépourvu de poils et de

stomates. En section transversale, ses cellules paraissent petites, allongées dans le sens radial et recouvertes extérieurement d'une mince cuticule.

Ecorce. Son épaisseur augmente brusquement dans la région du collet en passant de la racine dans l'axe hypocotylé, car elle comprend alors un plus grand nombre d'assises cellulaires, 7 ou 8 au lieu de 5. Ces cellules sont très amylifères et s'enrichissent peu à peu en chlorophylle quand elles sont exposées à la lumière. L'endoderme se présente avec les mêmes caractères que dans la racine et subit les mêmes modifications.

Cylindre central. Le cylindre central est arrondi jusqu'aux $^3/_4$ de la hauteur de l'axe hypocotylé et prend à partir de ce niveau un contour ovale qui s'accentue au fur et à mesure que l'on s'approche des cotylédons. Le péricycle continue celui de la racine et demeure unisérié. L'appareil vasculaire est différent d'aspect suivant les niveaux auxquels on l'observe:

Au niveau du collet (fig. 27, I), les 2 faisceaux de bois primaire ne sont plus fusionnés dans la région centrale comme

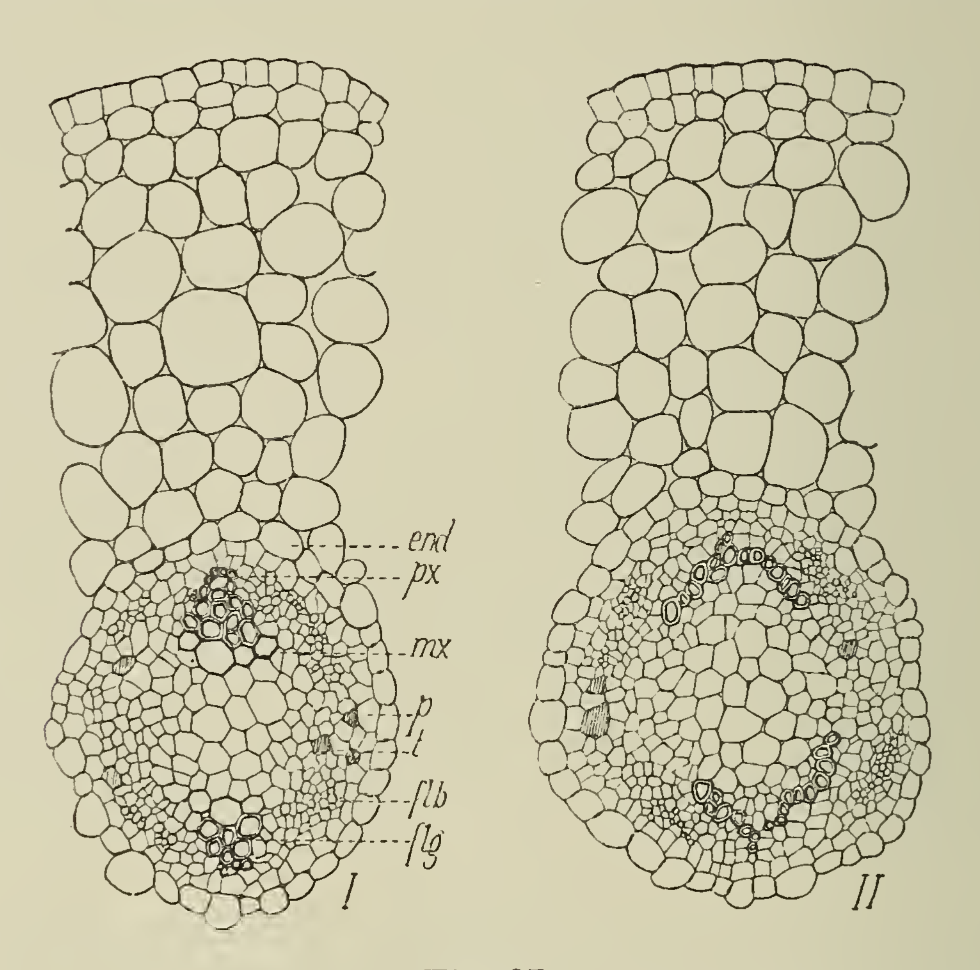


Fig. 27.

Etude de la plantule de l'*Hippophae rhamnoides*. Passage de la racine à la tige — I, coupe transversale de la plantule, au niveau du collet; II, au quart inférieur de l'axe hypocotylé; end, px, mx, r, comme dans la fig. 26; flb, faisceau libérien; flg, faisceau ligneux; t, cellule à tannin; gr. 100.

dans la racine; leurs éléments se sont condensés en deux triangles dont les bases très larges laissent entre elles une moelle importante formée de grosses cellules d'un diamètre égal à celui des plus gros vaisseaux et qui ne seraient encore que du bois non différencié; les 2 faisceaux libériens sont coupés radialement par une large lame de tissu conjonctif et l'on a 4 faisceaux rapprochés deux à deux des faisceaux ligneux.

A 5 mm au-dessus du collet (fig. 27, II), chacun des faisceaux ligneux forme un V dont la pointe est dirigée vers l'extérieur; les petits vaisseaux occupent cette pointe et les plus gros vaisseaux avoisinent les îlots libériens en face desquels ils se trouvent et dont ils ne sont plus séparés que par 1 ou 2 assises de parenchyme conjonctif.

Au milieu de l'hypocotyle (fig. 28, I), on a 4 faisceaux ligneux séparés par 4 rayons médullaires et placés en face des 4 faisceaux libériens: les plus gros vaisseaux du bois (vaisseaux rayés) étant les plus externes et les plus petits (v. annelés et spiralés) occupant la pointe interne des faisceaux. Chacune des

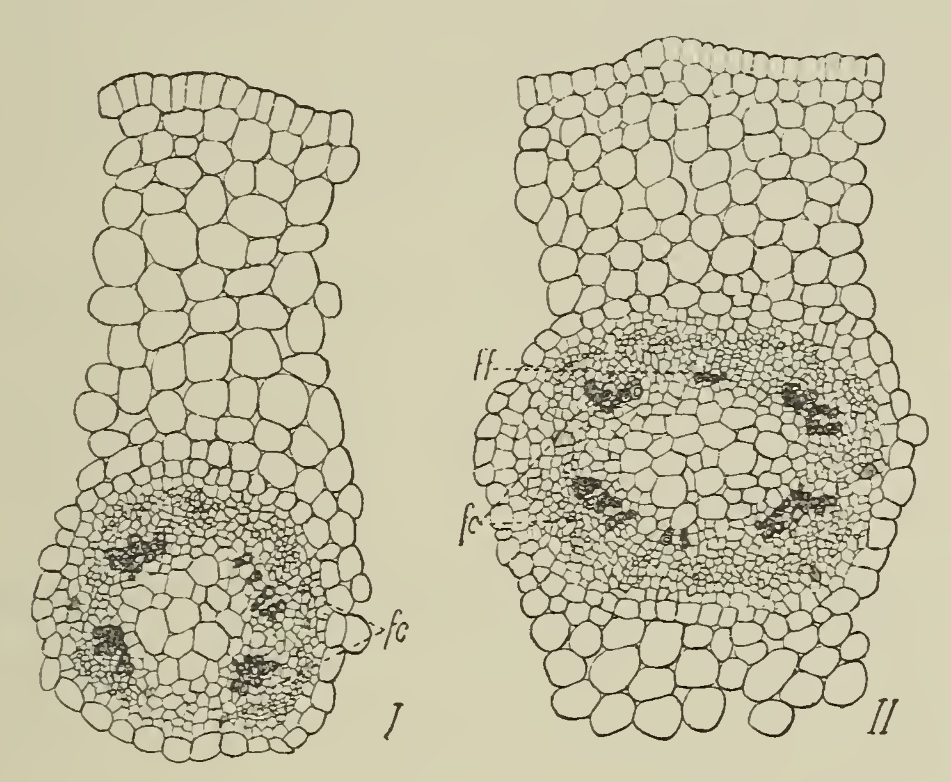


Fig. 28.

Etude de la plantule de l'*Hippophae rhamnoides* (suite). I, section transversale au milieu de l'axe hypocotylé; II, vers le haut de l'épicotyle; fc, faisceaux libéro-ligneux se rendant aux cotylédons; ff, faisceaux passant à la première paire de feuilles de l'épicotyle; gr. 100.

4 lames ligneuses offertes par le stade précédent semble donc s'être déplacée de toutes pièces par une rotation de 90°; mais en réalité ce changement d'orientation est la résultante des légers déplacements successifs effectués par les éléments des vaisseaux (hydrocytes), réunis latéralement par leurs extrémités.

Au-dessous des cotylédons (fig. 29), une section transversale de l'hypocotyle a la forme générale d'une ellipse dont le grand axe est contenu dans le plan de symétrie des cotylédons. Les 4 faisceaux libéro-ligneux sont rapprochés deux à deux, car ils sont sur le point de passer dans le pétiole des feuilles cotylédonaires. Dans l'intervalle qui sépare ces deux groupes de faisceaux ligneux, apparaissent deux petits faisceaux libéro-ligneux qui correspondent aux deux premières feuilles de la gemmule. Ces observations se trouvent bien d'accord avec les récentes théories émises sur l'origine foliaire de la tige. Cf. Flot (33), G. Bonnier (11). Enfin, ajoutons qu'à ce niveau l'endoderme possède encore ses cadres lignifiés, mais qu'il perdra cette différenciation au-dessus des cotylédons.

En résumé, les 2 faisceaux ligneux et les deux faisceaux libériens de la racine se dédoublent et changent d'orientation le

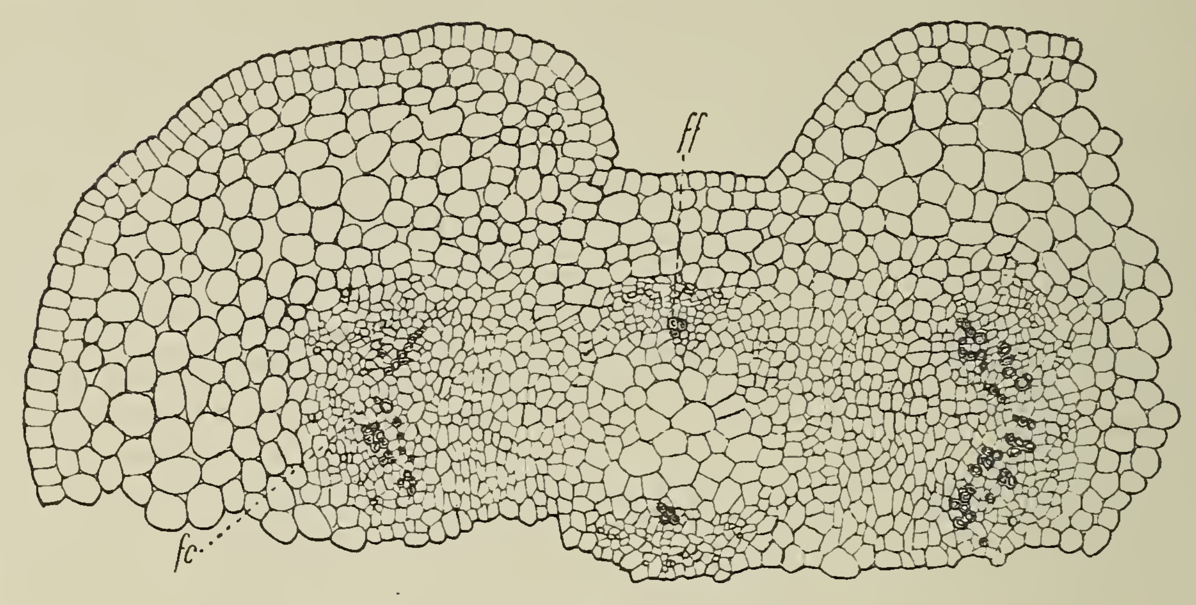


Fig. 29.
Etude de la plantule de l'*Hippophae rhamnoides* (suite). Section transversale passant au niveau de l'insertion des cotylédons; ff, fc, comme dans la fig. 28.

long de l'axe hypocotylé de la plantule, et les 4 faisceaux libéro-ligneux formés correspondent deux à deux au système vasculaire de chacun des cotylédons.

4° Insertion des racines adventives sur l'hypocotyle.

Des racines adventives peuvent naître sur la base de l'hypocotyle lorsque la racine principale est détruite ou lorsque la tige est très inclinée. La base de l'hypocotyle ayant, ainsi que nous le savons, la structure de la racine, ces productions adventives se développent comme les radicelles sur la racine principale.

5° Structure primaire des radicelles.

La structure primaire des radicelles n'offre presque pas de différences avec celle de la racine principale: tout au plus, peut-on signaler une inégalité fréquente dans le développement des deux faisceaux ligneux. Elles présentent souvent des mycorhizes.

6° Mycorhizes.

Ces mycorhizes sont constitués par des filaments mycéliens inter ou intracellulaires, suivant le parcours considéré, abondamment ramifiés, sans formation d'arbuscules, parfois pelotonnés, contenant à leur intérieur de nombreux globules sphériques d'une substance jaunâtre insoluble ou très peu soluble dans l'alcool et dont la nature nous est inconnue. Ces filaments s'étendent dans toute l'écorce jusqu'à l'endoderme, mais ne pénètrent jamais dans le cylindre central; ils abondent surtout dans la région moyenne de l'écorce et ne semblent pas entraîner de modifications bien apparentes dans la forme des cellules et de leurs noyaux (v. fig. 31, II).

7⁰ Modifications de la structure primaire des radicelles. Nodosités.

Sous l'action d'une bactérie reconnue par Chodat (20), le développement des radicelles peut être considérablement modifié; le groupe des cellules initiales qui les termine cessant bientôt de fonctionner et les cellules de l'écorce s'hypertrophiant sous l'action du parasite, la jeune radicelle prend l'aspect d'une courte nodosité (fig. 30). Il ne se forme pas de poils absorbants; l'épiderme se dessèche de bonne heure et la couche sous-jacente, par

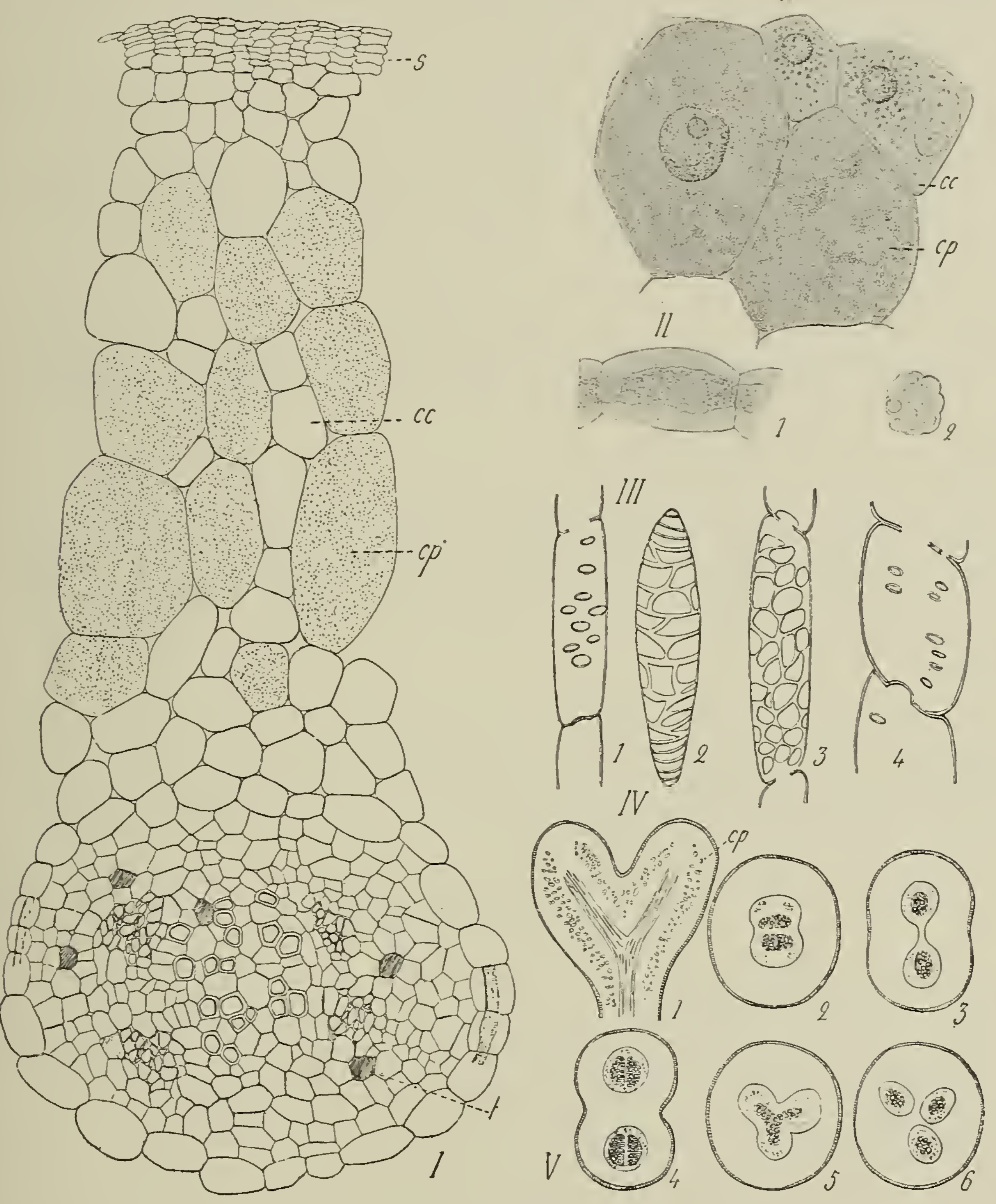


Fig. 30.
Etude des nodosítés radiculaires de l'*Hippophae rhamnoides* — I, coupe transversale d'une nodosité; cc, cellule corticale non parasitée; cp, cellule parasitée; t, tannifère; s, liège II, groupe de cellules corticales, les unes contenant de gros grains d'amidon, les autres parasitées; III, 1, cellule de l'endoderme; 2, amyloleucite des cellules corticales avec de nombreux grains d'amidon en formation; IV, différentes formes des vaisseaux du bois; V, 1, coupe longit. d'une nodosité; 2—4, sections transversales montrant la division dichotomique des radicelles (*Hippophae*); 5—6, division trichotomique (*Elaeagnus hortensis*).

un cloisonnement intensif dans le sens tangentiel, donne naissance à un liège pulvérulent qui se relie d'une façon diffuse avec les cellules de la coiffe, lesquelles sont également subérifiées. L'assise

génératrice du liège subit surtout des cloisonnements centripètes et ne forme qu'une ou deux séries d'éléments phellodermiques.

L'écorce (I) est épaisse de 7 à 8 assises de cellules généralement allongées dans le sens radial, mais de grosseurs très inégales: celles qui sont parasitées (*cp*), souvent remplies de petites spores arrondies et jaunâtres, sont les plus volumineuses (diamètre de 100 à 150 μ, noyau hypertrophié) et occupent la région moyenne de l'écorce où elles sont entremêlées de quelques cellules plus petites et abondamment pourvues de petits grains d'amidon comme les autres cellules indemnes de l'écorce. L'endoderme (III) est très net et présente de larges cadres lignifiés d'aspect finement réticulé. Le péricycle comprend ordinairement 3 assises de cellules en face des faisceaux libériens et davantage en face des faisceaux ligneux; il est donc plus développé que dans les radicelles normales. Les faisceaux libériens sont aussi composés de plus gros éléments (abondance de la sève élaborée?); les vaisseaux du bois (IV): v. annelés, spiralés, rayés, réticulés, sont disséminés dans le tissu conjonctif et ne forment pas de groupes compacts bien délimités; en section longitudinale, ils ont un aspect particulier dû à leur forme très courte (longueur ne dépassant pas 5 à 6 fois le diamètre).

Ramification des nodosités. Des sections longitudinales montrent que la ramification des nodosités (V) est terminale et se fait dichotomiquement par bipartition du cône végétatif. Cette division a lieu, tantôt dans le plan diamétral passant par les faisceaux ligneux, tantôt dans un plan perpendiculaire à celui-là.

Rôle des nodosités. Ce rôle a déjà été étudié (cf. Chapitre I) et il s'agirait d'un cas de symbiose comme chez les Légumineuses, mais nous ne savons pas s'il se produit aussi une fixation de l'azote atmosphérique.

B. Genre Shepherdia.

Le développement de la plantule et des radicelles se fait dans le genre *Shepherdia* comme dans le genre *Hippophae* (étude de la plantule de *Sh. argentea*). Cette plantule ne se distingue par aucun caractère morphologique ou anatomique de celle de l'*H. rhamnoides*. Les seules différences de structure que nous ayons relevées entre les deux genres nous ont été fournies par l'étude des radicelles (fig. 31) et concernent surtout *Sh. canadensis*, car *Sh. argentea* se montre très voisin de l'*H. rhamnoides*. Ces différences portent:

1° sur la présence d'éléments de forme particulière dans le bois des nodosités: certains vaisseaux sont formés de files de cellules oviformes, lignifiées, portant des ponctuations aréolées et communiquant à leurs extrémités par des pores arrondis.

2° sur l'insertion de racines adventives sur les branches âgées de *Sh. canadensis*, et déterminant un marcottage naturel. Ces racines, distribuées à la face inférieure des branches, prennent

naissance dans le parenchyme libérien secondaire, au contact de la zone génératrice libéro-ligneuse.

3⁰ sur la présence de nombreux et gros oursins d'oxalate de calcium dans le parenchyme cortical des radicelles de *Sh. cana-*

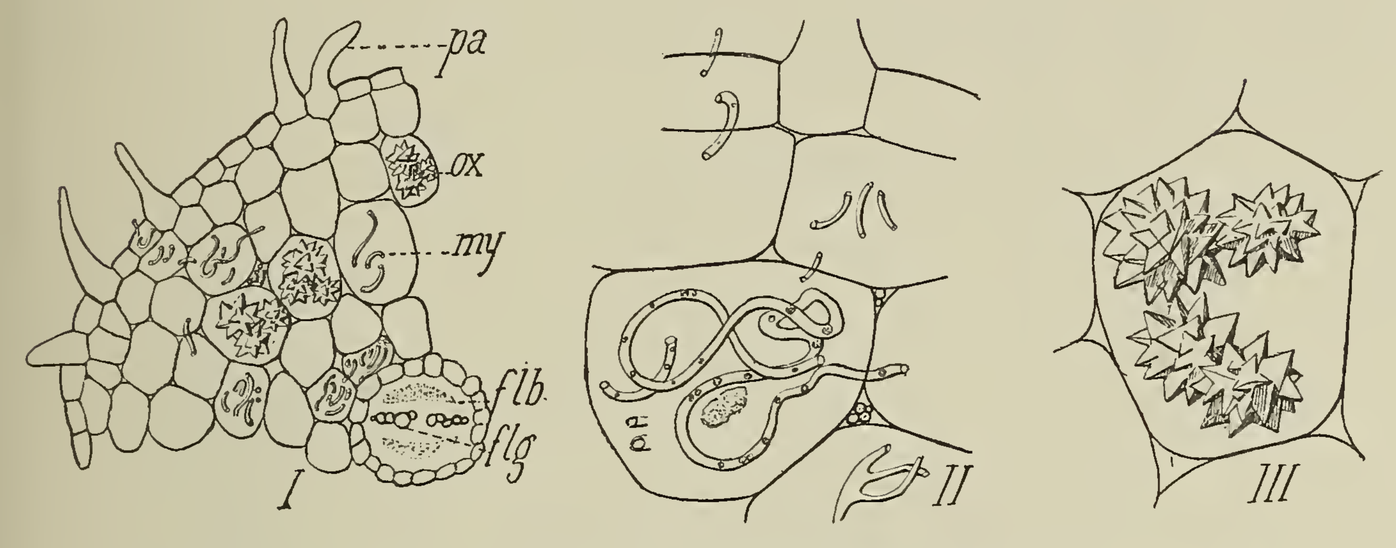


Fig. 31.

Radicelles de *Shepherdia canadensis* — I, section transversale d'une radicelle; pa, poils absorbants; ox, cristaux d'oxalate de calcium (oursins); my, mycorhizes; flb, faisceau libérien; flg, faisceau ligneux; II, mycorhizes; III, cristaux, dits en oursin, d'oxalate de calcium.

densis. Ces cristaux (fig. 31, III) sont particuliers à cette région de la plante et on ne les retrouve chez aucune autre Eléagnacée.

4⁰ sur la position du cadre lignifié des cellules endodermiques, lequel cadre est situé très près de la paroi cellulaire interne.

C. Genre Elaeagnus.

Les deux plantules que nous avons étudiées (*E. hortensis* et *E. multiflora*) nous ont présenté des structures différentes: La racine de l'*E. hortensis* est binaire comme chez *Hippophae rhamnoides*, tandis que celle de l'*E. multiflora* est quaternaire. Décrivons rapidement ces deux structures, en ne signalant que les différences qu'elles offrent avec celle de l'*H. rhamnoides.*

1⁰ *E. hortensis* (fig. 32, I). L'écorce de la racine occupe environ le tiers du diamètre total et compte 10—12 assises de cellules disposées sans ordre; celle de l'hypocotyle a une plus grande importance relativement au cylindre central, car ses cellules sont plus grosses que dans la racine. L'endoderme, très distinct dans la racine, porte des cadres lignifiés plus rapprochés du côté interne que du côté externe, mais il cesse d'être différencié et devient plus ou moins diffus vers le quart inférieur de l'hypocotyle. Le péricycle comprend 3—4 assises de cellules en face des faisceaux libériens et un nombre plus grand encore près des faisceaux ligneux.

Dans la région moyenne de la racine principale, il y a 2 faisceaux ligneux confluents, et latéralement 2 faisceaux libériens. A la base de l'hypocotyle, les dédoublements des faisceaux ligneux et libériens, signalés pour *H. rhamnoides,* se font brusquement, et l'hypocotyle acquiert aussitôt la structure d'une tige à 4 faisceaux libéro-ligneux séparés par de larges rayons médullaires, et laissant

entre eux une moelle importante. Rappelons que dans *H. rhamnoides*, le passage de la structure de la racine à celle de la tige se fait dans toute la moitié inférieure de l'hypocotyle, et que l'endoderme reste différencié jusqu'au-dessous des cotylédons. Enfin,

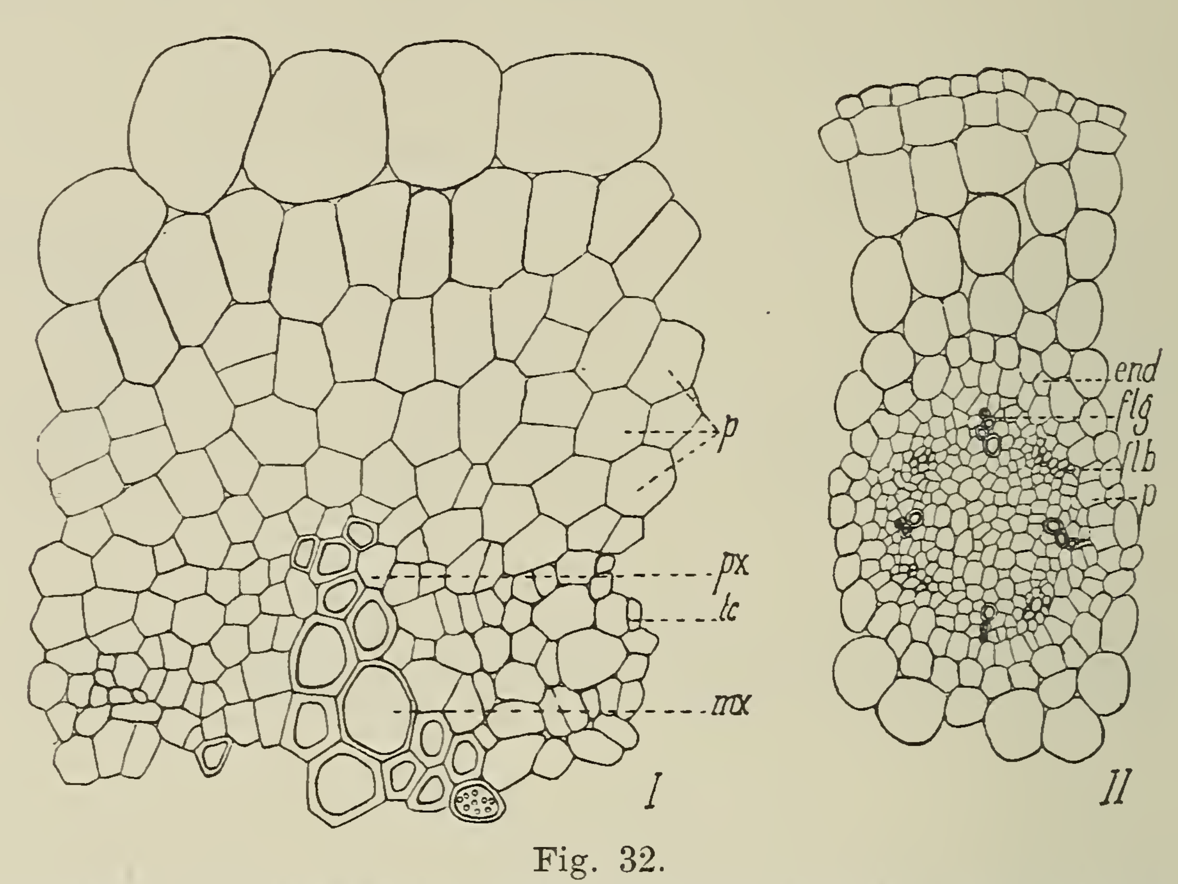


Fig. 32.
I, Section d'une radicelle de l'*Elaeagnus hortensis* (péricycle plurisérié); gr. 300. II, Racine d'une jeune plantule de l'*E. multiflora* (lettres comme dans les fig. précédentes); gr. 100.

ajoutons que les cellules de l'endoderme du péricycle des racines et de la base de l'hypocotyle contiennent sous forme de grosses gouttelettes jaune-verdâtre une substance que nous étudierons ultérieurement et que nous avons dénommée *éléagnine.*

2° *E. multiflora.* L'écorce de la racine compte 4 ou 5 assises de cellules arrondies, disposées sans ordre et laissant entre elles de nombreux méats; celle de l'hypocotyle, plus importante, est formée de 7—8 rangées d'éléments. L'endoderme présente les mêmes caractères que dans *E. hortensis*, mais il perd ses cadres subérifiés à la base même de l'hypocotyle. Le péricycle n'a qu'une assise de cellules seulement. Dans la racine, il y a (coupe transversale, fig. 32, II) 4 faisceaux libériens très compacts et 4 faisceaux ligneux triangulaires normalement orientés (petits vaisseaux annelés, spiralés, vers l'extérieur, et gros vaisseaux rayés, à l'intérieur, vers la base du triangle); le centre est occupé par une moelle importante formée de grosses cellules polyédriques. En suivant le trajet de ces faisceaux, à l'aide de coupes transversales, on voit qu'au niveau du collet, les faisceaux ligneux, après s'être divisés en deux, se sont considérablement étendus de part et d'autre dans le sens tangentiel, de façon à former un anneau presque continu; les faisceaux libériens se sont aussi élargis et divisés en deux parties placées en face des faisceaux ligneux. Cette structure assez confuse ne se modifie pas sensiblement le long de la plus grande partie de l'hypocotyle, sauf en ce qui concerne

la moelle, qui se dilate vers le milieu de l'hypocotyle (hypocotyle renflé dans sa région moyenne); et il faut arriver dans la zone de croissance située au-dessous des cotylédons, c'est-à-dire au niveau des tissus les plus jeunes pour constater un aspect différent. En cette région (fig. 33), on distingue sur le pourtour d'une moelle large d'une douzaine de cellules, suivant le diamètre, 8 petits faisceaux ligneux et autant de faisceaux libériens nettement séparés

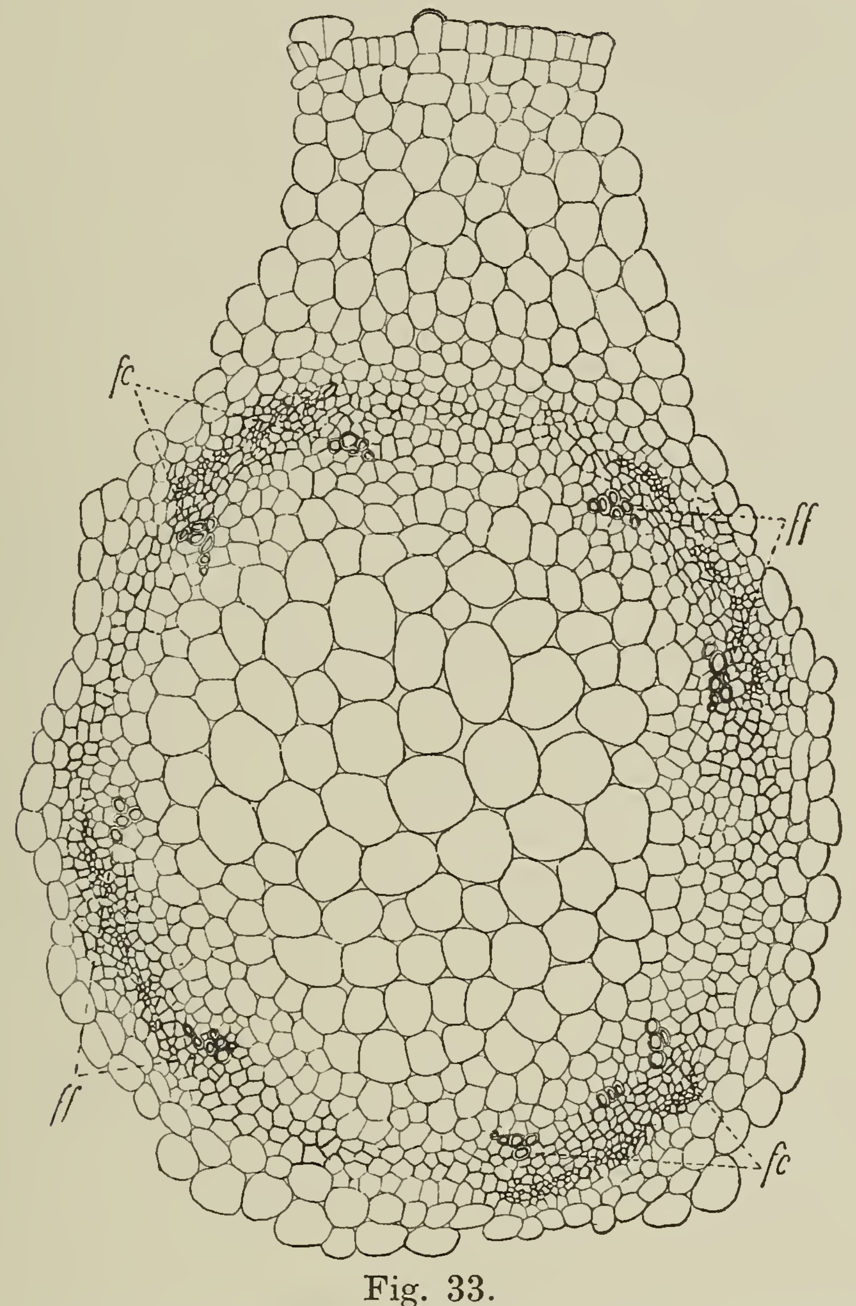


Fig. 33.

Etude de la plantule de l'*Elaeagnus multiflora* — Section de l'axe hypocotylé au-dessous de cotylédons (ceux-ci sont encore renfermés dans la graine, stade 2 de la fig. 17); fc, faisceaux libéro-ligneux se rendant aux cotylédons; ff, faisceaux passant à la première paire de feuilles de l'axe épicotylé; gr. 100.

les uns des autres, mais rapprochés deux à deux de façon à former 4 groupes disposés en croix: deux de ces groupes passent dans les cotylédons et les deux autres se rendent à la paire de feuilles opposées situées au-dessus des cotylédons. Enfin, remarquons que l'épiderme du haut de l'hypocotyle est recouvert de nombreux poils étoilés, tandis qu'il est complètement nu dans les genres *Shepherdia*, *Hippophae* et chez *E. hortensis*.

Radicelles. Les radicelles des *Elaeagnus* ne présentent jamais de mycorhizes?; elles naissent comme celles des *Hippophae*, et leur sommet végétatif est semblablement organisé. Nos observations sur ce point concordent d'une façon absolue avec celles de Van Tieghem et Douliot (105).

Si nous comparons la racine principale d'une plantule aux radicelles de la plante adulte, nous trouvons que l'écorce, l'endoderme et le péricycle se présentent partout avec les mêmes caractères, mais qu'il n'en est pas de même en ce qui concerne le nombre des faisceaux ligneux et les caractères de la région médullaire. Ainsi, vers l'extrémité des radicelles de l'*E. multiflora,* il n'y a que 2 faisceaux ligneux (4 dans la racine principale); plus haut on retrouve 3 ou 4 faisceaux ligneux; toutefois la moelle, abondante dans la racine principale, est ici absente. Dans les radicelles de l'*E. hortensis,* nous n'avons jamais observé que deux faisceaux ligneux primaires comme dans la racine principale; mais ces faisceaux sont toujours confluents; en outre, les radicelles de l'*E. hortensis* ont souvent une symétrie uniquement bilatérale, par suite d'un fonctionnement inégal de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

En résumé, s'il est indifférent de s'adresser à la racine principale ou aux radicelles pour l'étude de la structure primaire de l'écorce, de l'endoderme, du péricycle et du sommet végétatif, il n'en est pas de même pour l'étude du système conducteur et de la moelle. D'une façon générale, celle-ci donne l'idée d'un tissu vasculaire primitif susceptible ou non de se différencier en bois, et c'est apparemment avec raison que certains auteurs considèrent le cylindre central de la racine comme un système conducteur autonome, présentant un nombre variable de centres de différenciation libérienne et ligneuse; système auquel Bertrand (7) a donné le nom de faisceau polycentre ou multipolaire.

II. Structure secondaire de la racine et de l'axe hypocotylé.

Organisation des formations secondaires.

Les formations secondaires apparaissent de très bonne heure, aussitôt après le dégagement des cotylédons de l'enveloppe de la graine et même parfois un peu avant. Elles s'organisent de la même façon dans les 3 genres *Hippophae, Shepherdia, Elaeagnus,* par le double jeu d'une assise génératrice libéro-ligneuse et d'une assise génératrice subéro-phellodermique d'origine péricyclique.

Assise génératrice libéro-ligneuse. Dans la racine (fig. 34), l'assise génératrice libéro-ligneuse se forme d'abord en face des faisceaux libériens et donne les premiers éléments du liber secondaire, en même temps qu'elle arrondit très rapidement l'ensemble du xylème. Au début, ces formations secondaires se confondent plus ou moins avec le métaphloème et le métaxylème. Un peu plus tard, l'assise génératrice libéro-ligneuse passe au-devant de la pointe externe des faisceaux primaires et prend naissance, soit dans le péricycle quand les vaisseaux les plus externes touchent à cette région, soit dans le parenchyme conjonctif quand ils en sont séparés par une ou plusieurs assises de cellules de parenchyme.

Le bois primaire de la racine est formé d'éléments moins larges que le bois secondaire et on peut encore le distinguer par ce caractère dans une racine âgée de trois ou quatre ans. Le liber

primaire ne tarde pas à être écrasé et remplacé par le liber secondaire. Au contact du liber primaire et du liber secondaire, on distingue de nombreux tannifères disposés suivant un arc sur la coupe transversale et formés de cellules allongées parallèlement

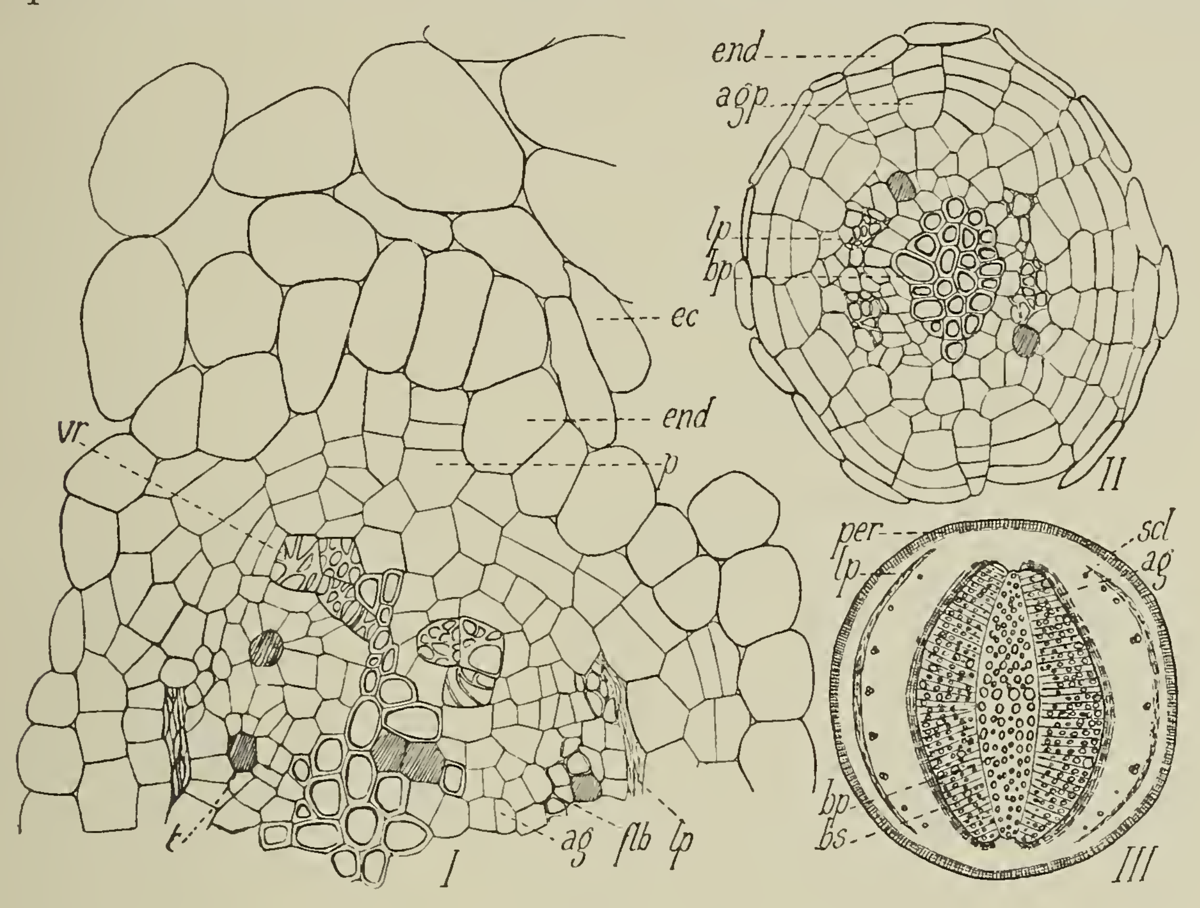


Fig. 34.

Formations secondaires de la racine de l'*Hippophae rhamnoides* — I, jeune radicelle; gr. 300; II, développement plus avancé; gr. 100; III, coupe schématique d'une radicelle; ec, endoderme; end, endoderme; p, péricycle; lp, liber primaire écrasé; flb, faisceau libérien; bp, bois primaire; bs, bois secondaire; ag, assise génératrice libéro-ligneuse; agp, assise génératrice subéro-phellodermique, d'origine péricyclique; per, périderme; vr, vaisseaux raccordant le bois d'une jeune radicelle à celui de la racine-mère; t, cellules tannifères; scl, fibres libériennes.

à l'axe longitudinal de la racine. D'autres tannifères et de nombreuses fibres prendront ensuite naissance dans les formations libériennes successives, les plus récentes comprimant et écrasant peu à peu le tissu criblé des couches plus anciennes et situées plus extérieurement. Dans la partie de l'axe hypocotylé ayant la structure de la racine, tout se passe de la même façon que dans la racine; mais, là où les faisceaux libériens sont opposés aux faisceaux ligneux, l'assise génératrice s'organise d'abord entre chaque faisceau ligneux et le faisceau libérien correspondant; après quoi les arcs ainsi formés ne tardent pas à se rejoindre pour donner une assise continue.

Vers l'automne, la couche génératrice ralentit son fonctionnement pour rentrer dans une période d'activité au printemps, de sorte que le bois se trouve divisé en zones annuelles plus ou moins distinctes, par le fait que les vaisseaux formés au printemps sont plus larges que ceux de l'automne.

Assise génératrice subéro-phellodermique. Cette assise (fig. 34, I, II) prend naissance lorsque les formations libéro-ligneuses secondaires ont déjà une certaine importance, et elle est plus précoce dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia* que dans le genre *Elaeagnus*. Elle s'établit dans

l'unique assise du péricycle ou dans l'assise la plus externe lorsqu'il y en a plusieurs. Elle se continue tout le long de l'hypocotyle et ne franchit les tissus de l'écorce, pour rejoindre l'assise subéro-phellodermique de la tige, que juste au-dessous des cotylédons. A mesure que se développent les formations subéro-phellodermiques, on voit se mortifier et s'écraser les tissus plus externes, de sorte que l'écorce proprement dite n'existe plus dans l'hypocotyle et dans les racines âgées. L'assise subéro-phellodermique reste généralement en place, et il est très rare qu'il se forme des lenticelles ou un rhytidome; cependant, nous avons vu apparaître des lenticelles sur de grosses racines d'*Hippophae* immergées et, en certains cas, il peut aussi se former un liège profond autour des paquets de fibres libériennes.

Anatomie comparée des racines âgées.

Etudions successivement chacune des régions de la racine: le péridermé, le péricycle, le liber, le cylindre ligneux.

1⁰ Périderme.

Les cellules du liège, de 5 à 8 assises, sont quadrangulaires, aplaties tangentiellement, à parois minces, cutinisées et meurent de bonne heure après s'être chargées de produits bruns tanniques; chez *E. hortensis*, elles contiennent une substance particulière, jaune-verdâtre, soluble dans l'alcool et que nous dénommons *éléagnine*. Les cellules du phelloderme perdent rapidement leur disposition radiale régulière, en s'arrondissant et en subissant des cloisonnements radiaux; elles sont à parois très minces, contiennent de nombreux grains d'amidon et forment une couche plus ou moins épaisse, très méatique: 2—3 assises de cellules dans *E. macrophylla*; 6—8 dans les genres *Shepherdia, Hippophae* et dans quelques *Elaeagnus* (*E. pungens, E. hortensis*).

2⁰ Péricycle.

Lorsque le péricycle est unisérié, son unique assise de cellules donne naissance à l'assise génératrice subéro-phellodermique; mais, lorsqu'il est épais, c'est dans la rangée cellulaire la plus externe que s'établit cette assise, tandis que les éléments situés plus intérieurement se cloisonnent en tous sens et forment un tissu d'origine péricyclique très amylifère, dont certaines cellules peuvent s'allonger en fibres (fig. 35).

3⁰ Liber.

Le liber constitue la plus grande partie des tissus mous qui entourent le cylindre ligneux. En section transversale, on voit qu'il est formé: 1⁰ de fibres disposées sans ordre ou en anneaux concentriques plus ou moins continus et réguliers; 2⁰ de parenchyme libérien et de tubes criblés formant des couches de tissu tendre alternant avec les formations fibreuses; 3⁰ de rayons médullaires assez diffus vers la périphérie et découpant les formations

libériennes en îlots radiaux. Le liber est séparé du bois par un cambium réduit à 5—6 assises de cellules tabulaires.

Fibres libériennes. Les fibres libériennes sont isolées ou réunies en groupes compacts. Dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* (fig. 35, I) comme dans *E. hortensis* ssp. *orientalis*, les fibres sont fréquemment isolées ou réunies en nombreux petits

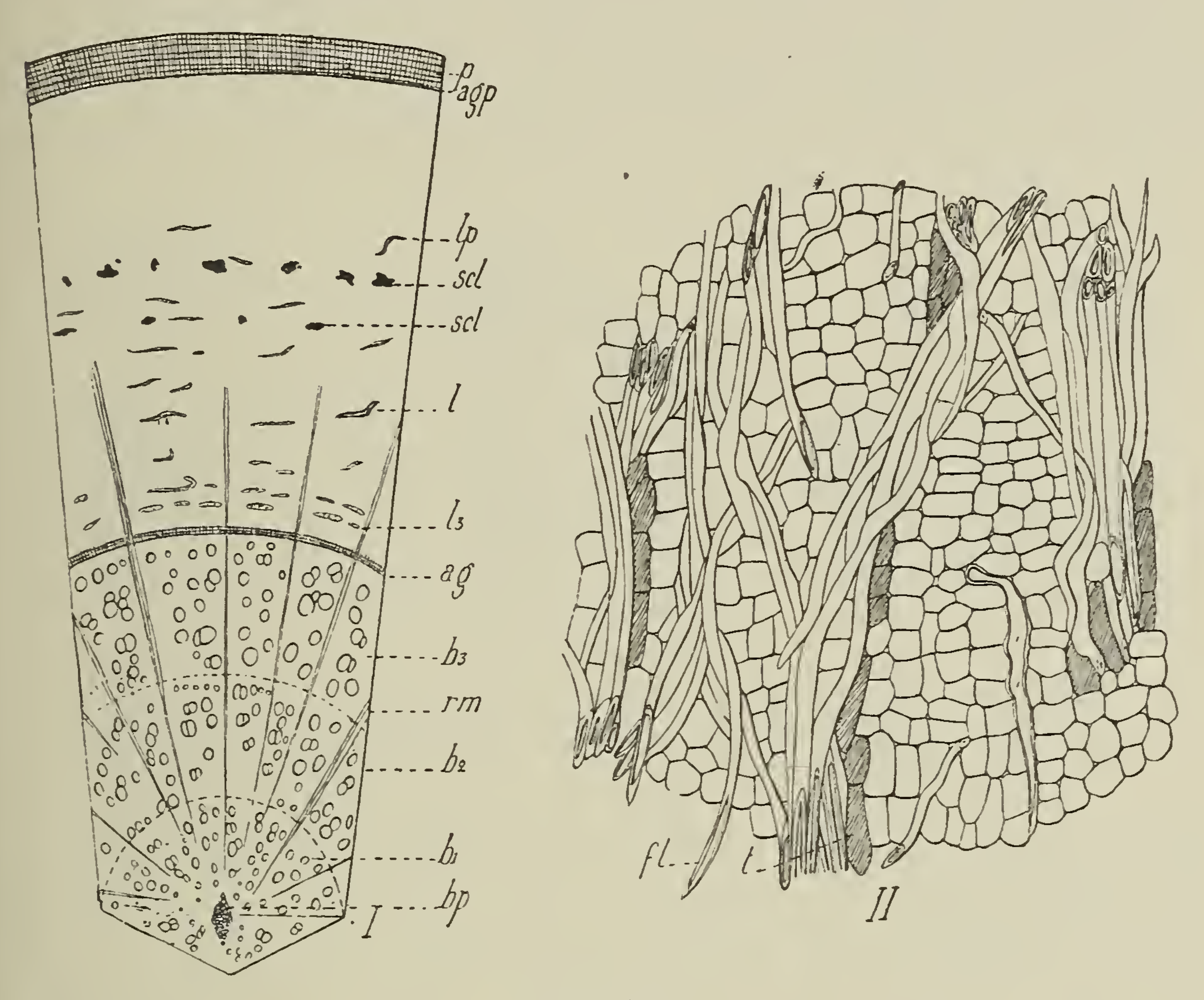


Fig. 35.

I, Section transversale schématique d'une racine d'*Hippophae rhamnoides*, âgée de 3 ans. II, Section tangentielle dans la région péricyclique; gr. 60 (lettres comme dans la fig. 34).

groupes, de 3—8, qui semblent éparpillés çà et là, sans former d'anneaux distincts. Chez *E. multiflora* et *E. macrophylla*, les fibres les plus externes seules semblent disposées sans ordre; celles qui sont à l'intérieur forment en section transversale des arcs compacts, épais de 3—4 assises de fibres et dessinant des anneaux coupés seulement par le passage des rayons médullaires. La dislocation des zones fibreuses périphériques s'explique facilement par l'accroissement des tissus plus internes. Il se forme environ un anneau fibreux par année, mais jamais plus, et parfois moins. L'abondance des fibres peut varier d'une plante à l'autre et dépend des qualités du sol; aussi ne peut-elle constituer un caractère taxinomique certain.

En section transversale, les fibres paraissent polygonales quand elles sont groupées, et plus ou moins arrondies quand elles sont isolées; dans ce dernier cas, on les trouve surtout aux angles des nombreux méats formés par le parenchyme libérien et dans

lesquels elles s'insinuent parfois même en serpentant. Ces fibres sont faiblement sclérifiées et paraissent très malléables quand elles sont jeunes, car elles portent l'empreinte des cellules parenchymateuses qui leur sont contiguës. Les plus souples, celles qui ont les parois les plus minces et le plus large lumen (fig. 36, I, III, IV) sont celles des *Hippophae* et des *Shepherdia.* Nous savons en effet que les racines de ces plantes tracent dans les sables qui bordent les cours d'eau, et la faible sclérification de leurs fibres peut être expliquée par l'action du milieu humide dans lequel elles végètent. Le diamètre des fibres des *Shepherdia* et des *Hippophae* varie de 20 à 40 μ; celui des fibres des *Elaeagnus,* de 20 à 30 μ (fig. 36, II). La sinuosité du contour de la section des fibres de l'*H. rhamnoides* nous paraît caractériser cette espèce; en outre, dans cette même plante, on remarque souvent, autour des paquets de fibres les plus périphériques, des couches concentriques de cellules subéreuses formées par une assise génératrice enveloppante (VI). A la longue, les paquets fibreux deviennent superficiels et constituent le lacis brunâtre que l'on aperçoit parfois à la surface des vieilles racines de l'*H. rhamnoides.* Il s'agit donc ici d'un rhytidome d'un genre très particulier.

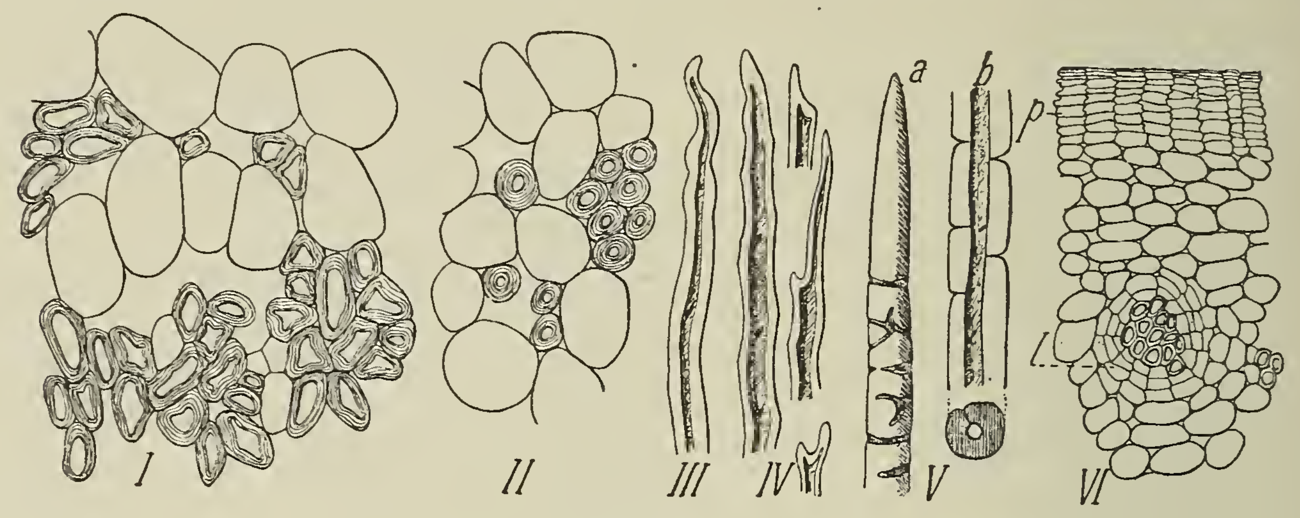


Fig. 36.

Etude des fibres du péricycle et du liber — I, III et IV, fibres de la racine de l'*Hippophae rhamnoides;* II, fibres de l'*Elaeagnus pungens;* V (a et b), fibre de l'*Elaeagnus macrophylla;* gr. 300; VI, section transv. de la région corticale d'une racine d'*H. rhamnoïdes* (formation de liège autour des îlots fibreux); gr. 50.

Des sections longitudinales montrent que, d'une façon générale, les fibres libériennes sont très allongées (1,5—2 mm), à ponctuations simples (fentes étroites, inclinées à 60° sur l'axe longitudinal), d'un diamètre assez irrégulier, souvent tordues et peu lisses à l'extérieur à cause des empreintes laissées par les cellules avoisinantes. Ces fibres sont en effet très fréquemment enlacées les unes aux autres pour former des files tressées ayant l'aspect d'une corde. Les faisceaux fibreux les plus extérieurs sont dissociés sous l'action des poussées internes et, en section tangentielle (fig. 34, II), on peut voir qu'ils déterminent à la périphérie des racines un véritable réseau à mailles irrégulières remplies par les cellules du parenchyme libérien.

Les fibres de l'*E. macrophylla* (fig. 36,V) présentent une structure particulière très curieuse: elles sont creusées extérieurement de

rainures étroites, transversales, de formes diverses, mais très souvent en arcs on en anneaux complets réunis par des anastomoses obliques; au fond de ces sillons, on aperçoit des ponctuations dont ils ne sont vraisemblablement eux-mêmes qu'une dilatation de la partie externe.

Tissu criblé. En section transversale (fig. 37, III), les jeunes tubes criblés forment des plages allongées tangentiellement, allant d'un rayon médullaire à l'autre et alternant avec des couches de grosses cellules de parenchyme libérien. Leurs parois sont blanches, nacrées, plus épaisses que celles des cellules voisines: cellules compagnes et cellules du parenchyme.

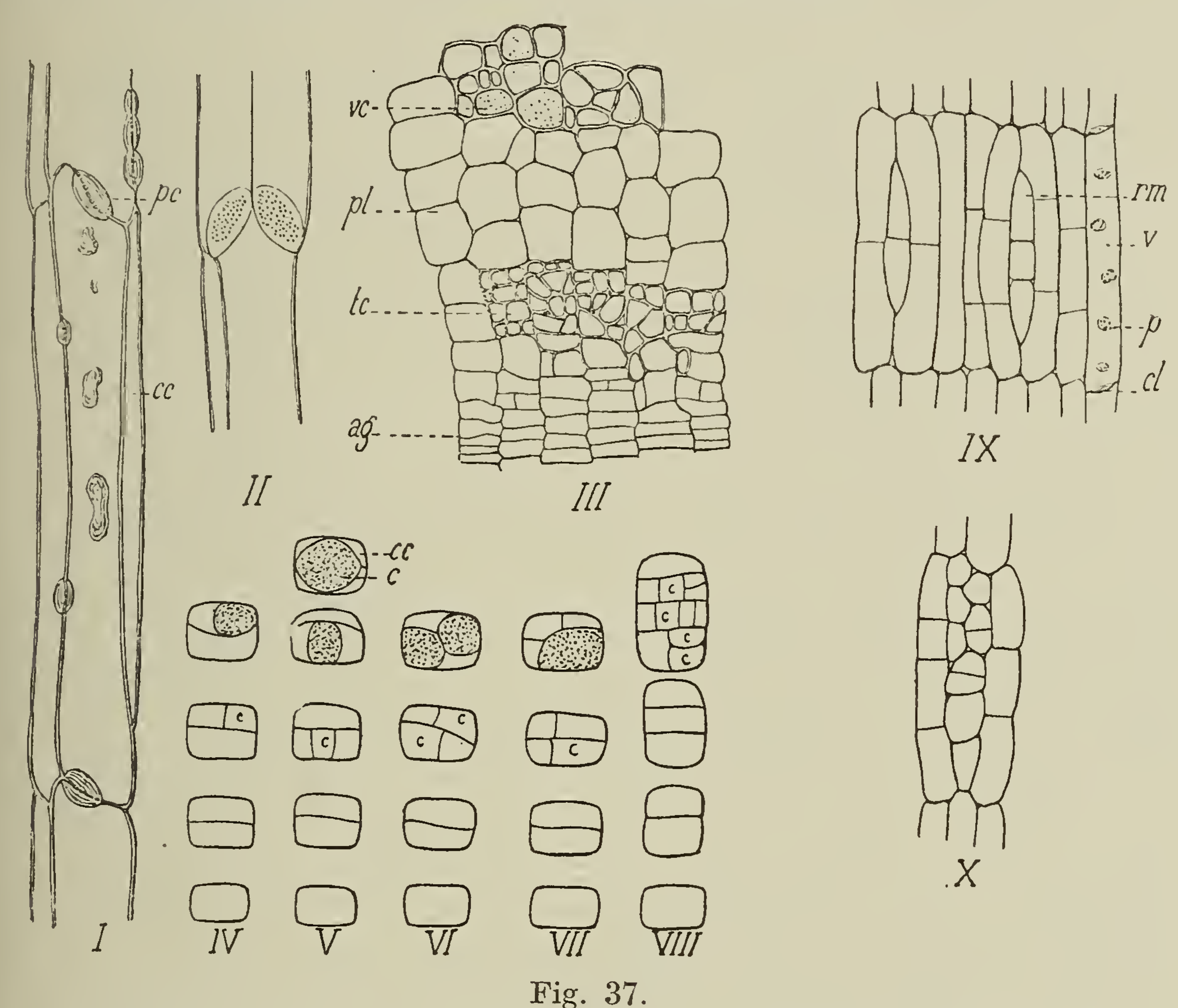


Fig. 37.
Développement du liber et des rayons médullaires — I, tube criblé de l'*Elaeagnus pungens* dont les cribles sont oblitérés par de la callose; cc, cellules compagnes; gr. 350; II, bifurcation d'un tube criblé; III, liber de la racine de l'*E. pungens* ssp. *reflexa*; vc, tube criblé; pl, parenchyme libérien; tc, tissu criblé; ag, assise génératrice libéro-ligneuse; gr. 200; IV, V, VI, VII, formation des tubes criblés chez les *Hippophae* et les *Shepherdia*; VIII, chez *E. pungens* ssp. *reflexa*; IX et X, développement des rayons médullaires (coupe tangentielle dans la région cambiale de l'*E. pungens*); gr. 200; rm, rayon médullaire; v, jeune vaisseau; p, jeune ponctuation ; cl, membrane en voie de gélification.

En section longitudinale (fig. 37), ils ont l'aspect dit en fémur: les parois transversales sont légèrement obliques (angle de 10° à 20°) et criblées en totalité ou en partie seulement; de nombreux cribles s'observent en outre sur les parois latérales. Les cellules compagnes (*cc*) sont étroites, longent les tubes criblés sur toute leur longueur et sont de même hauteur que leurs éléments. Une cellule criblée s'articule ordinairement vers l'une de ses extrémités à une seule autre cellule criblée; mais chez *Hippophae rhamnoides*, cette articulation comporte souvent un élément de plus (bifurcation

du tube criblé) et la cloison transversale prend alors l'aspect d'un toit à deux versants (fig. 37, II). La longueur des tubes criblés varie de 200 à 250 μ et leur diamètre de 11 à 28 μ. Voici quelques dimensions: *H. rhamnoides*: long. 200—210 μ, larg. 12—15 μ — *Shepherdia argentea*: 200—220 μ sur 15—20 μ — *Sh. canadensis*: 200—250 μ sur 20—22 μ — *Elaeagnus pungens*: 220—250 μ sur 20—25 μ, etc.

Les tubes criblés ne vivent que quelques mois; généralement, il se forme chaque année deux zones d'éléments conducteurs libériens séparées par une zone de grosses cellules de parenchyme; les tubes criblés les plus voisins de l'assise génératrice sont les plus actifs; ceux de la zone externe cessent de bonne heure de fonctionner et périssent écrasés sous l'action des pressions internes. Ils forment alors des traînées lamelleuses d'aspect nacré, dont la résorption est complète au bout de 4 ou 5 années. Le liber de cet âge ne présente donc plus que des fibres et des cellules de parenchyme, et l'on pourrait être conduit à le considérer comme un tissu d'origine péricyclique si l'on n'avait suivi son développement. Dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, il ne se forme pas de plaques calleuses au-dessus des cribles, mais il s'en produit de très épaisses dans le genre *Elaeagnus*, aussi bien sur les cribles latéraux que sur les cribles transversaux (vers la fin de l'été pour les racines de l'*E. pungens*). Les vaisseaux dans lesquels se sont développés des bouchons de callose ne reprennent plus leur vie active et sont destinés à disparaître. Pendant leur écrasement, leurs cloisons transversales s'inclinent de plus en plus, et l'on voit alors facilement, par l'étendue des bouchons de callose, que les plages criblées n'occupent le plus souvent que la moitié et parfois même le quart seulement de la cloison transversale.

Origine des tubes criblés. Les tubes criblés du liber primaire (fig. 37, IV—VIII) résultent des cloisonnements successifs d'une cellule primitive: il se forme d'abord une cloison tangentielle; une des deux cellules filles, habituellement l'externe, se divise par une cloison radiale en deux autres cellules inégales, et c'est la plus grande qui devient un tube criblé, d'après le processus décrit par Chauveaud (16).

Les tubes criblés du liber secondaire sont issus de certaines cellules de la région cambiale après un nombre de cloisonnements très variable, mais qui nous a paru particulièrement considérable dans le genre *Elaeagnus*, sans que nous puissions toutefois nous appuyer sur ce caractère numérique pour séparer ce genre des genres *Shepherdia* et *Hippophae*, car il existe des cas intermédiaires les reliant les uns au autres.

Les modes de cloisonnement les plus fréquents que nous ayons observés pour les *Hippophae* et les *Shepherdia* sont représentés par les nos. IV—VII de la figure 37; le no. VII donne une idée de la complexité des divisions dans *E. pungens*, la cellule primitive pouvant être cloisonnée en une douzaine d'autres.

Parenchyme libérien. En section transversale (fig. 38), le parenchyme libérien est formé de larges cellules iso-

diamétriques à parois minces, disposées en bandes tangentielles alternant avec le tissu criblé, comme nous le savons déjà. Vers la périphérie, la disposition des cellules du parenchyme cesse d'être régulière et les tubes libériens, complètement écrasés, ne sont plus visibles. En section longitudinale, les cellules du parenchyme

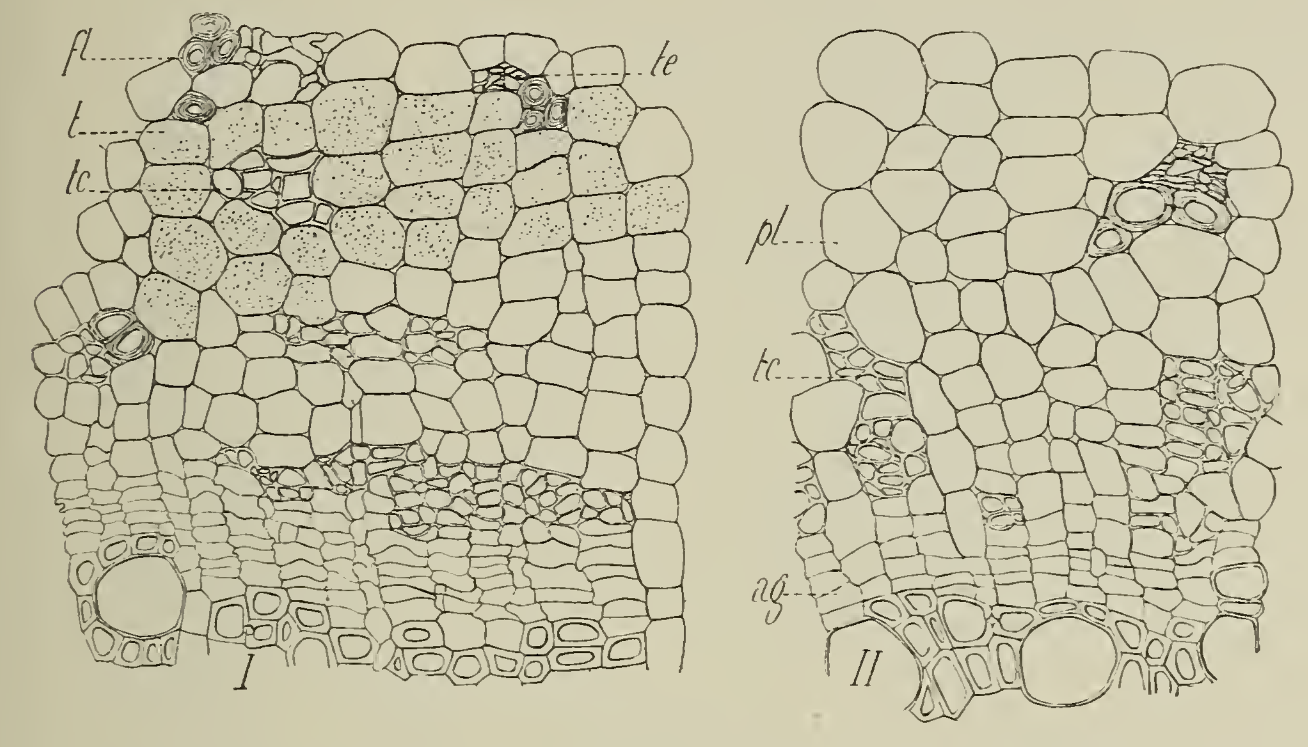


Fig. 38.

I, Liber de l'*Elaeagnus pungens* ssp. *reflexa* (racine de 3 ans); gr. 200; II, liber de *Shepherdia argentea* (racine de 2 ans); gr. 200. — Lettres comme dans la fig. précédente.

libérien paraissent rectangulaires, allongées, et environ deux fois plus courtes que les cellules criblées. Elles sont plus ou moins amylifères suivant les saisons, et certaines d'entre elles, particulièrement allongées et étroites, réunies en files simples ou composées, situées de préférence au voisinage du sclérenchyme, constituent un véritable appareil sécréteur tannifère.

Rayons médullaires. Les rayons médullaires sont ordinairement larges de une ou deux séries de cellules; cependant ils peuvent aussi en compter quatre comme dans *E. pungens* (racines de 4 ans); le nombre des séries augmente un peu avec l'âge et n'atteint son maximum qu'au bout de quatre ou cinq ans. Les cellules des rayons médullaires du liber sont allongées dans le sens radial au voisinage du cambium, mais elles s'arrondissent peu à peu à mesure qu'elles s'en écartent et finissent par se confondre avec celles du parenchyme libérien; elles sont abondamment pourvues de grains d'amidon parfois très gros, d'un diamètre de 20—30 μ, et, comme les autres éléments du liber, elles ne contiennent jamais de cristaux d'oxalate de calcium.

Des coupes tangentielles pratiquées dans la région cambiale d'une jeune racine (fig. 37, IX, X) montrent que les rayons médullaires naissent d'une seule cellule par cloisonnements successifs.

4⁰ Bois.

Le bois secondaire est disposé en couches annuelles très peu distinctes les unes des autres (fig. 39, II), particulièrement dans les

espèces à feuilles persistantes; la fin de l'année est marquée par une mince couche de bois dont les éléments, sensiblement égaux entre eux, sont nettement rangés en séries radiales. Le cylindre

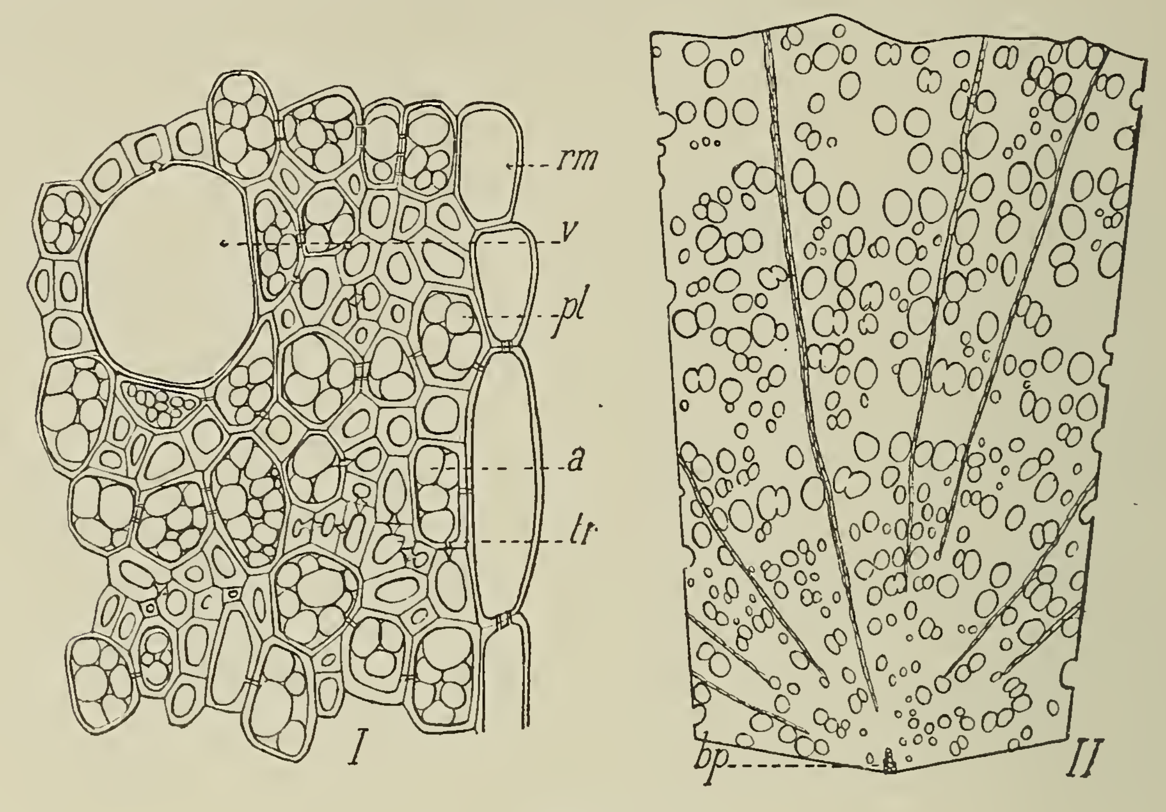


Fig. 39.

I, Bois de la racine de l'*Elaeagnus multiflora* (abondance du parenchyme ligneux, bourré d'amidon); gr. 200; II, Section transv. du cylindre ligneux d'une racine de *Shepherdia argentea*, âgée de 3 ans; gr. 20. — Lettres comme à la fig 37.

ligneux est formé de vaisseaux ouverts, de vaisseaux fermés à parois épaisses ou trachéo-fibres, de parenchyme ligneux et de rayons médullaires; il est donc dépourvu de fibres proprement dites, à ponctuations simples.

V a i s s e a u x o u v e r t s. Les vaisseaux ouverts (fig. 40, *1—8*) sont formés d'éléments cylindriques (hydrocytes), réunis obliquement et parfois latéralement à leurs extrémités, de façon à constituer de véritables culs-de-sac. Leur surface de séparation est percée par un large orifice ménageant un diaphragme qui s'avance parfois considérablement à l'intérieur du vaisseau. Cette disposition donne un aspect particulier aux coupes transversales de la racine. En effet, sur ces coupes, beaucoup de grands vaisseaux (fig. 41, *7—8*) semblent réunis par paires (section passant par leur surface de jonction); leurs lumens sont alors distincts et de grandeurs inégales (section passant au-dessus ou au-dessous de l'orifice de communication), ou bien ils sont réunis par une large ponctuation sans lamelle mitoyenne (la section dans ce cas a traversé l'orifice de communication).

Les parois des vaisseaux sont minces, lisses ou rayées intérieurement de fines stries peu saillantes, et présentent des ponctuations aréolées plus ou moins arrondies ou elliptiques et en nombre très variable suivant les vaisseaux et les régions considérées d'un même vaisseau. Chez *Hippophae rhamnoides* (fig. 40, *2*), les stries font un angle de 60° environ avec l'axe longitudinal; chez les *Shepherdia* et les *Elaeagnus*, elles sont beaucoup moins inclinées (angle de 5—15°) et réunies par des anastomoses qui

leur sont tantôt perpendiculaires (genre *Shepherdia* (fig. 40, *3—4*) ou tantôt obliques (genre *Elaeagnus*, fig. 40, *5—6*). Leur relief peut être en certains cas nettement accentué (vaisseaux aréolés-réticulés des *Elaeagnus*), mais il est parfois si atténué qu'elles deviennent des plus incertaines (influence des sols riches et humides); aussi ne peut-on en classification fonder aucun caractère important sur leur présence ou leur absence; nous estimons cependant que l'on peut retirer de très utiles indications de leur direction et de leur disposition.

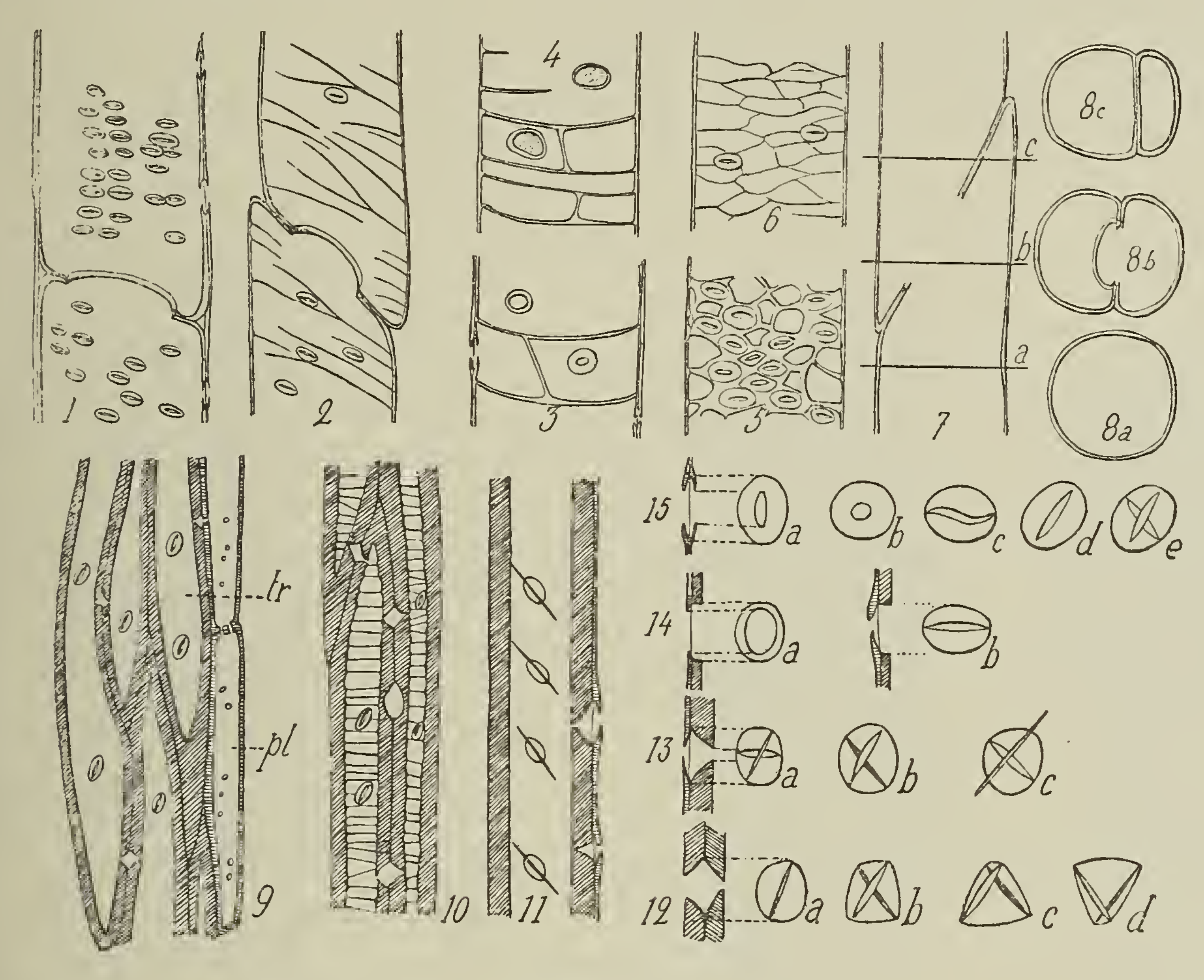


Fig. 40.

Eléments du bois — 1—6, vaisseaux ouverts; 8a, 8b, 8c, aspect des sections transversales d'un vaisseau du bois, pratiquées aux niveaux a, b, c de la figure 7; 9, trachéo-fibres lisses à l'intérieur; 10 trachéo-fibre rayée à l'intérieur; 11, trachéo-fibre de *Shepherdia argentea*; 12—15, étude des différentes ponctuations: 12, entre deux trachéo-fibres; 13, entre un vaisseau et une trachéo-fibre; 14, entre un vaisseau et une cellule du parenchyme ligneux; 15, entre deux vaisseaux.

Les ponctuations aréolées sont de formes assez diverses. L'ouverture centrale peut être arrondie (certaines ponctuations des *Hippophae*), mais elle est le plus souvent allongée et différemment inclinée sur l'axe longitudinal des vaisseaux: 0—10° (*Hippophae, Shepherdia*); 15—60° (*Elaeagnus*); ses extrémités (commissures de la fente) sont obtuses, intérieures à l'aréole (*Hippophae, Shepherdia*), ou bien aiguës et atteignant la périphérie de l'aréole (*Elaeagnus*); cependant, par exception, on observe fréquemment chez *Sh. canadensis* (fig. 40, *11*) des ponctuations dont l'aréole arrondie est traversée par une fente longue, étroite et très inclinée. Il existe aussi de nombreuses ponctuations, dites croisées ou tournantes.

La forme des ponctuations dépend essentiellement des éléments qui sont en présence (fig. 49, *12—15*): vaisseau contre vaisseau, vaisseau contre cellule de parenchyme, vaisseau contre

trachéo-fibre; les ouvertures les plus étroites sont dues aux trachéo-fibres et les plus arrondies au parenchyme ligneux. D'autres causes cependant peuvent aussi entraîner une modification de la forme des ponctuations; citons, 1° l'âge du vaisseau: en effet, lorsqu'un jeune vaisseau se trouve au contact d'une cellule de parenchyme ligneux ou de rayons médullaires, la ponctuation du vaisseau encore très large et arrondie se superpose à celle de la cellule parenchymateuse voisine et il en résulte une ponctuation très faiblement aréolée. C'est vraisemblablement pour avoir observé des tissus trop jeunes que l'on a parfois attribué des ponctuations simples aux vaisseaux du bois, car ces éléments, quand ils sont adultes, sont toujours pourvus de ponctuations aréolées; 2° le nombre des ponctuations: on remarque, en effet, que les ponctuations normalement ovales-elliptiques ou arrondies deviennent hexagonales ou losangiques (fig. 40, *5*) lorsqu'elles sont nombreuses et pressées les unes contre les autres,

La longueur des éléments des vaisseaux (hydrocytes) varie de 400 à 500 μ, et leur diamètre peut atteindre 120 μ. Les hydrocytes les plus étroits sont sensiblement aussi longs que les autres. Voici quelques dimensions se rapportant aux plus gros vaisseaux: *H. rhamnoides*, long. 400—430 μ; diamètre, 80—100 μ. *Sh. canadensis*, long. 280—300 μ; diam. 45—60 μ. *E. multiflora*, long. 380—420 μ; diam. 60—80 μ. *E. macrophylla*, long. 300—320 μ; diam. 60—100 μ. *E. pungens*, long. 500—520 μ; diam. 70—120 μ.

Trachéo-fibres. Les vaisseaux? fermés ont l'aspect de fibres et méritent le nom de trachéo-fibres. Ils sont allongés, fusoïdes, parfois bifurqués à leurs extrémités (*Hippophae*); leurs parois sont épaisses, intérieurement lisses ou striées de bandes transversales saillantes et pourvues de ponctuations plus ou moins aréolées à fente très étroite et très inclinée sur l'axe longitudinal (fig. 40, *9*, *10*). Ces ponctuations ont le plus souvent l'aspect croisé, dit en X, quand elles mettent en relation deux trachéo-fibres. L'aréole est elliptique, triangulaire, quadrangulaire, suivant les positions relatives des ouvertures, et la fente tient toute la largeur de l'aréole.

Dans une même racine, il existe le plus souvent des trachéo-fibres lisses et des trachéo-fibres striées, mais l'une de ces formes peut exister seule suivant les espèces. Le nombre de ces éléments paraît être en raison inverse du développement du parenchyme ligneux; ainsi, il est plus considérable dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* que dans le genre *Elaeagnus*. Leur longueur varie de 200 à 400 μ, et leur diamètre de 12 à 30 μ.

Parenchyme ligneux. Le parenchyme ligneux (fig. 39) est formé de cellules très amylifères à parois lignifiées, environ deux fois moins épaisses que celles des trachéo-fibres, et criblées de ponctuations simples. En section transversale, ces cellules paraissent surtout groupées autour des plus grands vaisseaux et forment des traînées tangentielles plus ou moins régulières et continues, allant d'un rayon médullaire à l'autre. Elles occupent

environ le $^1/_6$ de la surface du „plan ligneux“ dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* et plus de la moitié dans *E. multiflora.* En section longitudinale, elles paraissent plus ou moins rectangulaires et de deux à trois fois plus longues que larges (larg. 20—40 μ; long. 100—120 μ). Elles renferment un noyau de forme allongée et sont très souvent bourrées de gros grains d'amidon, d'un diamètre de 15 à 20 μ.

Rayons médullaires. Les cellules des rayons médullaires (fig. 41) sont amylifères et à parois cellulosiques ou faiblement lignifiées et, comme celles du parenchyme ligneux, sont pourvues de ponctuations simples. En section tangentielle, les rayons médullaires des *Hippophae* et des *Shepherdia* ont la forme de bandes très étroites, le plus souvent unisériées, mais parfois dé-

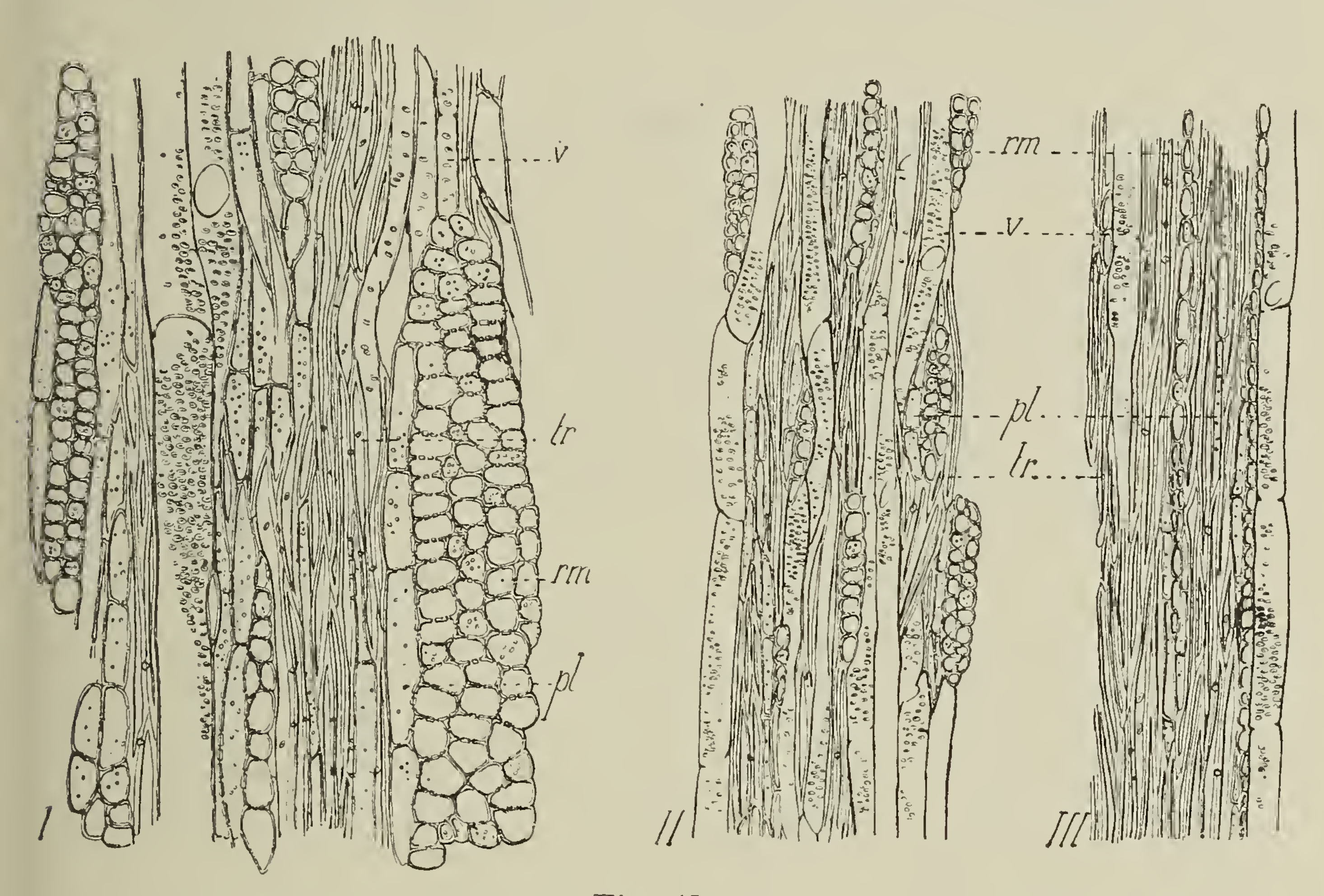


Fig. 41.

Coupe tangentielle du cylindre ligneux de la racine — I, de l'*Elaeagnus pungens;* II, de l'*E. hortensis* ssp. *orientalis;* III, de l'*Hippophae rhamnoides;* gr. 60. — Lettres comme dans la fig. 37.

doublées dans leur région moyenne; leur largeur n'excède pas 20 μ. Ceux de l'*H. rhamnoides* (fig. 41, III) sont hauts de 3—10 cellules, soit une longueur de 200—1200 μ; pour *Sh. argentea,* on a une hauteur de 5—6 cellules, soit 150—200 μ; pour *Sh. canadensis,* 5—17 cellules, soit 100—600 μ. Dans le genre *Elaeagnus* (fig. 41, I, II), les rayons médullaires sont courts, obtus à leurs extrémités et composés de 2—5 rangées de cellules arrondies: long. de 500 à 1000 μ; larg. de 50 à 130 μ.

Symétrie de la racine.

Si les couches annuelles du bois secondaire de la racine acquéraient le même développement sur tout leur pourtour, la

racine aurait un axe de symétrie qui serait celui du cylindre central primaire, mais cette symétrie est presque toujours troublée (fig. 42) par un inégal épaississement des zones annuelles suivant les différents rayons. Très souvent, il nous a paru que le développement le plus considérable se faisait dans la partie supérieure de la racine, celle qui regarde la surface du sol (action de la chaleur? évaporation plus grande?); parfois la symétrie des jeunes racines peut

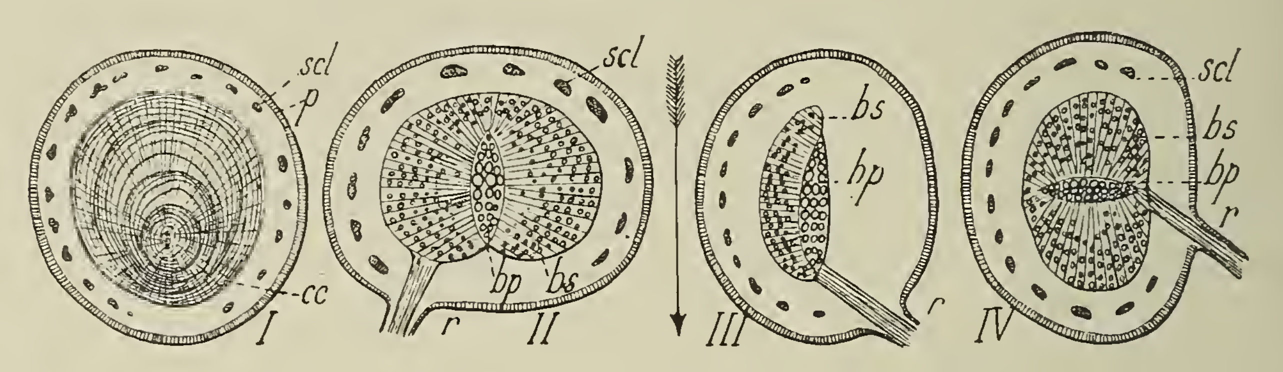


Fig. 42.

Dissymétrie des racines (figures schématiques) — I, racine traçante de l'*Hippophae rhamnoides;* II, III et IV, jeunes racines de l'*Elaeagnus hortensis* ssp. *orientalis* (la flèche indique la direction verticale). — Lettres comme dans la fig. 37.

être modifiée d'une façon beaucoup plus grande encore, ainsi que nous l'avons constaté chez *E. hortensis β orientalis,* et à la symétrie axiale peut faire place une symétrie bilatérale très accusée, résultant de la répartition des fibres libériennes et de l'inégale action de l'assise génératrice libéro-ligneuse. Dans des cas extrêmes, nous avons vu le bois secondaire appliqué d'un seul côté de la lame ligneuse primaire, cette lame pouvant être orientée en tous sens.

Action du sol sur les racines.

En comparant la structure anatomique des racines de deux *E. pungens* ssp. *Simoni,* cultivés, l'un dans un terrain pauvre et sec, l'autre dans un sol très riche et frais, nous avons constaté que l'influence du milieu aride était marquée: 1° par une réduction assez faible dans la largeur des rayons médullaires; 2° par une augmentation dans le nombre des fibres libériennes (nombre double). En résumé, cette influence est donc traduite par une plus grande lignification, ainsi qu'on l'a bien souvent établi pour d'autres plantes.

Caractères anatomiques des sous-espèces.

Les recherches faites au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau par A. Sarton (91), ont établi que les espèces dites „jordaniennes“ présentent très souvent des caractères anatomiques différents, et nos propres observations ne font que corroborer cette conclusion. Ainsi, dans *E. pungens* ssp. *Simoni* (racine, coupe tangentielle), les rayons médullaires sont énormes, de forme ovale, larges de 4 rangées de cellules et hauts d'une trentaine environ (long. 1000 μ, larg. 150 μ environ); les fibres libériennes sont réunies en petits groupes de 3—4 et ne sont pas accompagnées de cellules scléreuses; dans *E. pungens* ssp. *reflexa,* les rayons médullaires sont beaucoup moins larges: 2—3 rangées

de cellules, et hauts de 7 à 25 cellules (long. 500—800 μ, larg. 50—60 μ); les fibres libériennes sont isolées ou réunies par 15—20 en groupes compacts et sont très souvent avoisinées par quelques cellules scléreuses.

Nous avons fait une étude plus complète des différentes sous-espèces pour les autres parties de la plante: tige, feuilles, etc., et de l'ensemble de nos observations morphologiques et anatomiques, il résulte que la présence de caractères anatomiques différents et d'ordre qualitatif ne suffit pas toujours à la délimitation de deux espèces dites „linnéennes", car nous avons fréquemment constaté l'existence de caractères différentiels de ce genre dans des formes reliées par de nombreux intermédiaires et appartenant donc, vraisemblablement, à la même espèce. Un bon critérium pour la détermination des espèces ligneuses serait celui qu'indique d'une façon très claire, mais un peu longue, Sarton (91), et que G. Bonnier a exprimé plus succinctement dans Le Monde végétal, p. 258: Après avoir fait croître deux types jordaniens présentant des caractères anatomiques distincts dans les sols les plus différents „si un caractère supporte tous ces changements sans se modifier, il est dit spécifique; si, au contraire, il change au point que deux exemplaires originaires de la même forme arrivent à différer plus entre eux par ce caractère que les deux formes initiales, c'est un caractère de variété".

Dans nos recherches sur la systématique des Eléagnacées, nous n'avons pas pu, malheureusement, faire l'application intégrale de ce principe, en raison de la longueur des expériences qu'il réclame et de l'impossibilité qu'il y avait à nous procurer certaines graines (plantes ligneuses et exotiques pour la plupart), mais nous nous sommes néanmoins attaché à l'étude péniblement laborieuse des espèces affines, afin de ne donner comme caractères spécifiques que ceux dont la constance nous a paru bien établie par l'étude de nombreux spécimens et variétés recueillis dans les endroits les plus divers.

Résumé:

En résumant les résultats de notre étude sur la plantule et sur les racines adultes, nous obtenons les tableaux suivants pouvant être appliqués à la classification:

A. Division de la famille.

1° Endoderme pourvu de cadres lignifiés jusqu'à la partie supérieure de l'hypocotyle; racines principales binaires; passage lent de la structure de la racine à celle de la tige, le long de l'axe hypocotylé; cellules criblées ne formant pas de bouchons de callose; rayons médullaires très étroits, représentés en coupe tangentielle par des bandes cellulaires allongées, unisériées, parfois dédoublées dans leur région moyenne; parenchyme ligneux peu abondant, formé de cellules sensiblement égales aux trachéo-fibres sur une section transversale; nodosités radiculaires résultant de la division dichotomique des radicelles; spores de l'hôte ayant un diamètre de 2 à 3 μ; présence fréquente de mycorhizes dans l'écorce des radicelles: Tribu des *Hippophaeae* (genres *Shepherdia* et *Hippophae*).

2° Endoderme dépourvu de cadres lignifiés à la base même de l'hypocotyle; racines binaires, ternaires ou quaternaires; passage brusque de la structure de la racine à celle de la tige au niveau du collet; tubes criblés formant de grosses plaques calleuses au moment où cesse leur rôle actif; rayons médullaires très larges, représentés en coupe tangentielle par des plages elliptiques, obtuses aux extrémités, larges dans le milieu de 3—5 rangées de cellules arrondies; parenchyme ligneux occupant souvent plus de la moitié de la surface du „plan ligneux" et formé de cellules plus grandes que les trachéo-fibres en section transversale; division bi ou tri-chotomique des radicelles constituant les nodosités; spores de l'hôte ayant un diamètre de 1 μ environ: Tribu des *Elaeagnae* (genre *Elaeagnus*).

Rem. Ce premier tableau analytique montre l'importance de l'étude de la plantule pour la division de la famille et indique l'étroite parenté qui existe entre les genres *Shepherdia* et *Hippophae*.

B. Division du genre Shepherdia.

1° Radicelles à 2—3 faisceaux ligneux; nombreux et gros oursins d'oxalate de calcium dans l'écorce des jeunes racines; rayons médullaires des racines âgées, hauts de 5 à 10 cellules (150—600 μ); trachéo-fibres présentant quelques ponctuations aréolées traversées par une fente étroite plus longue que le diamètre de l'aréole; naissance de racines adventives sur les rameaux inférieurs de l'arbuste et déterminant un marcottage naturel. *Sh. canadensis* Gr.

2° Radicelles à 2 faisceaux ligneux, dépourvues de mâcles d'oxalate de calcium dans leur écorce; rayons médullaires des racines âgées, hauts de 2—8 cellules (100—200 μ); ponctuations aréolées des trachéo-fibres non traversées par une fente longue et étroite; pas de racines adventives sur les rameaux.
Sh. argentea Nutt.

C. Division du genre Elaeagnus.

1° Péricycle des radicelles épais de 3 assises cellulaires; jeunes cellules du liège renfermant une substance fluorescente, jaune-verdâtre, soluble dans l'alcool: *éléagnine*. *E. hortensis* M. B.

(Autres caractères des racines de l'*E. hortensis*: racine principale à 2 faisceaux ligneux confluant dans sa région moyenne; hypocotyle à 4 faisceaux libéro-ligneux et à épiderme stomatique; endoderme perdant ses cadres lignifiés dans le quart inférieur de l'hypocotyle.)

2° Péricycle des radicelles à une seule assise de cellules; pas d'*éléagnine* dans le jeune liège:

a) Fibres libériennes paraissant creusées de rainures à l'extérieur:
E. macrophylla Thbg.

b) Fibres libériennes lisses à l'extérieur:
- 1° *E. pungens* Thbg. (plantule non étudiée).
- 2° *E. multiflora* Thbg. — Racine principale à 4 faisceaux ligneux laissant entre eux une moelle bien développée; hypocotyle à 8 faisceaux libéro-ligneux, 4 se rendant 2 à 2 aux cotylédons et les 4 autres aux 2 premières feuilles; endoderme perdant ses cadres lignifiés au niveau du collet; pas de stomates sur l'hypocotyle.

Chapitre III.

Anatomie et développement de la tige.

I. Historique.

Les travaux d'anatomie concernant les Eléagnacées portent presque en totalité sur la tige de ces plantes.

En 1876, Moeller (69), dans son Anatomie comparée du bois, étudie brièvement celui de l'*E. hortensis α angustifolia* et de l'*Hippophae rhamnoides*; en outre, en 1882, ce même auteur (70) „Anatomie der Baumrinden", complète cette première étude en décrivant l'écorce et le liber des tiges des espèces précédentes. Ses observations sur la présence de trachéides à ponctuations aréolées, semblables à celles des Conifères, sur la largeur des rayons médullaires, sur la distribution du tissu criblé, des fibres libériennes, etc., sont très exactes; cependant, ce travail contient quelques inexactitudes que nous tenons à rectifier: 1° le périderme est d'origine épidermique chez les *Elaeagnus*, tandis qu'il est d'origine sous-épidermique chez les *Hippophae*, comme l'ont signalé avant nous, Sanio, Douliot et Van Tieghem (105); 2° les cristaux d'oxalate de calcium ne sont pas toujours absents dans le liber des *Elaeagnus*; 3°, la structure du liège, la largeur des rayons médullaires, la répartition des fibres libériennes, ne peuvent servir à délimiter les genres *Hippophae* et *Elaeagnus*, à cause de la variabilité de ces caractères au sein du genre *Elaeagnus*; 4°, il y a lieu de distinguer des fibres libériennes et des fibres péricycliques, etc.

De Bary, en 1877 (Vergl. Anat.), croit remarquer des trabécules formant pont (Balken) dans les trachéides du bois de l'*Hippophae rhamnoides*, ce qui est inexact, attendu qu'il nous a été impossible de trouver trace de cette structure dans les nombreuses coupes que nous avons examinées à cet effet. Maintenant, si l'on cherche à s'expliquer cette erreur, on trouve qu'elle a pu être occasionnée, soit par les stries saillantes que l'on remarque à l'intérieur de certaines trachéides, soit par l'examen de coupes transversales intéressant le niveau où se réunissent un peu obliquement les éléments des vaisseaux parfaits.

En 1885, Mentovitch (66), dans un travail sur la Moelle des Dicotylédones, dit quelques mots de la moelle des Eléagnacées, qu'il suppose être d'une structure uniforme dans toute l'étendue de la famille; nous verrons ultérieurement qu'il n'en est rien.

La même année, en 1885, Solereder (94) fait remarquer avec juste raison, que les Eléagnacées n'ont pas de liber inclus dans le bois comme les Thyméléacées; il signale la présence de rayons médullaires étroits chez les *Hippophae* et les *Shepherdia*, tandis qu'il les croit toujours plus larges chez les *Elaeagnus*, par suite d'une trop grande généralisation des résultats d'une étude relative à l'*E. hortensis α angustifolia*; en outre, les épaississements spiralés qui se trouvent parfois à l'intérieur des

trachéo-fibres n'échappent point à cet excellent observateur et sont mentionnés pour la première fois.

En 1893, Houlbert (51) décrit le „plan ligneux" de l'*Hippophae rhamnoides* et de quelques *Elaeagnus* (*E. orientalis* L., *E. angustifolia* L., *E. tenuiflora* Benth., *E. reflexa* Morr. et Dcne.), et applique comme il suit ses résultats à la division des Eléagnacées:

1° Nombreuses assises, 12—15, de grands vaisseaux dans le bois du printemps.
Hippophae — *E. angustifolia* L.

2° Assises de grands vaisseaux peu nombreuses, 1—3, dans le bois du printemps	Diminution graduelle des vaisseaux en passant du bois du printemps au bois d'automne. g. *Elaeagnus*.
	Passage brusque ou très peu préparé. g. *Shepherdia*.

Nous n'ignorons pas de quelle grande importance est parfois en classification la notion de „plan ligneux", telle que l'a comprise et définie Houlbert (51); mais, en ce qui concerne les Eléagnacées, le tableau précédent a le grave défaut de rapprocher le genre *Shepherdia* du genre *Elaeagnus* pour l'éloigner du genre *Hippophae* dont il est pourtant extrêmement voisin, comme il résulte d'une façon frappante de l'ensemble de nos recherches sur l'anatomie et la morphologie des Eléagnacées.

D'autre part, s'il est exact que chez *H. rhamnoides* et *E. angustifolia*, le bois du printemps se distingue très nettement du reste du bois de l'année par ses assises de larges vaisseaux, il convient aussi de remarquer que ce caractère est susceptible de variations importantes, surtout en ce qui concerne le nombre des assises de ces grands vaisseaux. En effet, ce nombre varie d'une plante à l'autre: il augmente si la plante végète dans un milieu très nutritif, suffisamment imprégné d'eau; il diminue, au contraire, si le sol est pauvre et peu arrosé; il change même dans une seule plante suivant les rameaux, et dans un même rameau avec les années [voir les coupes de Nordlinger (87)].

Cette variabilité peut conduire à des conclusions fort différentes suivant les matériaux étudiés; ainsi, dans les tiges d'*Hippophae* (de 1 à 8 ans) que nous avons examinées, le nombre des assises des grands vaisseaux ne s'est jamais trouvé supérieur à 6, résultat bien éloigné de celui qu'a constaté Houlbert: 12—15.

Pour ces raisons, il convient donc, comme on l'a souvent fait remarquer, de donner beaucoup moins d'importance au nombre des éléments qu'à leur mode de groupement. Enfin, pour terminer ces considérations historiques, nous signalerons qu'en 1901, Pitard (85), dans une étude sur le péricycle, a placé avec raison l'*H. rhamnoides* parmi les plantes dont le péricycle, fortement disloqué, n'existe plus comme région distincte dans les tiges âgées.

Les auteurs que nous venons de citer se sont donc bornés, dans des travaux d'anatomie générale, à relater quelques détails de structure relatifs aux Eléagnacées; il était donc nécessaire de

coordonner, de préciser ces premières recherches, de les étendre à un grand nombre d'espèces, à toutes si possible, et de suivre les modifications des tissus à partir de leur origine.

II. Origine de la tige.

A. Genre Hippophae.

La fig. 43 représente des coupes longitudinales médianes du sommet végétatif de l'*H. rhamnoides* L., et examinées à deux grossissements différents. On voit que ce sommet a la forme d'un dôme très surbaissé et qu'il est entouré par les jeunes feuilles formant le bourgeon. La croissance terminale de la tige des *Hippophae* s'opère au moyen de 3 groupes de cellules mères. Le premier groupe (*1*) comprend, comme toujours, une seule assise de cellules se cloisonnant perpendiculairement à la surface de l'assise et formant l'épiderme de la tige et de la feuille. Le second groupe (*2*) de cellules-mères ne forme également qu'une seule assise et se cloisonne, comme le groupe précédent, dans la région du méristème terminal; en suivant cette assise sur l'ébauche des jeunes

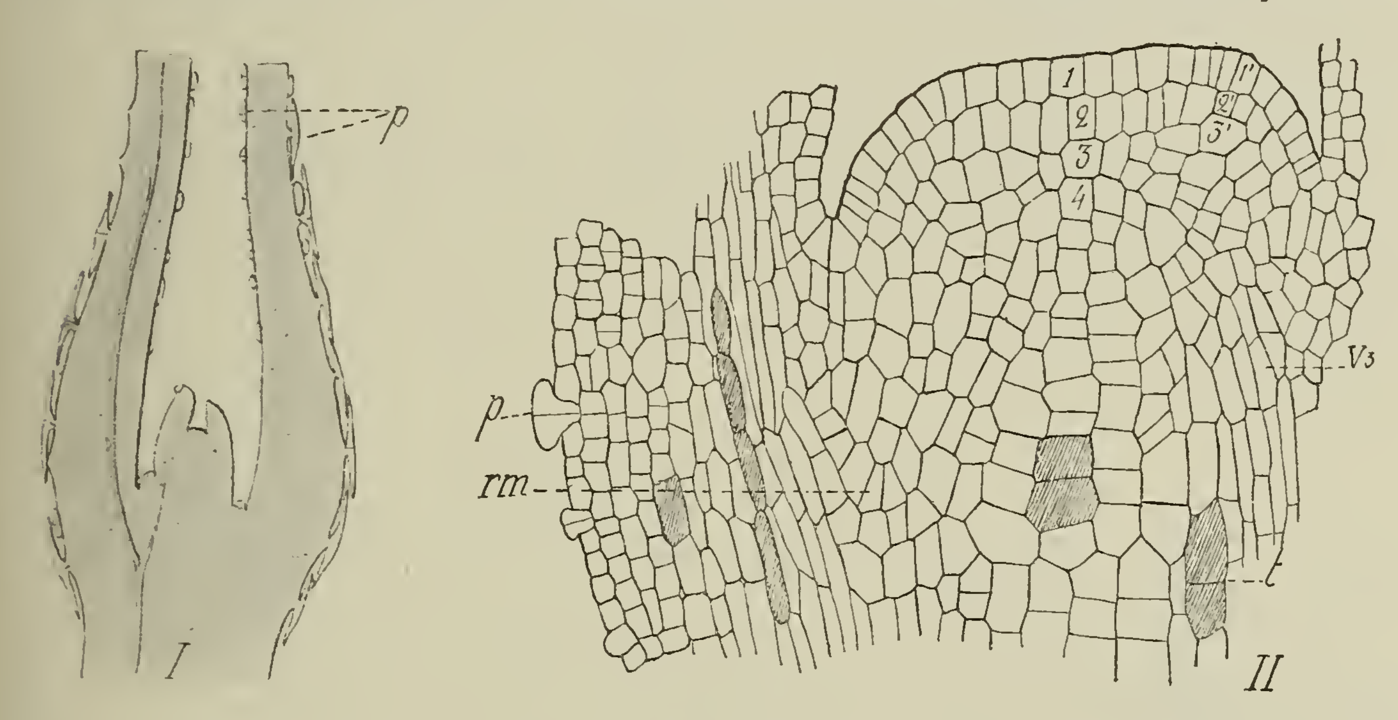


Fig. 43.

Sommet végétatif de la tige de *Hippophae rhamnoides*. — I, au grossissement 20; II, au grossissement 200; 1, initiale de l'épiderme; 2, de l'écorce; 3, de la tige; 4, de la moelle; 1', 2', 3', initiales de la jeune feuille; p, poil; rm, cellules raccordant la moelle de la tige à celle de la nervure du pétiole de la feuille.

feuilles, on voit qu'elle demeures imple sur leur face interne, tandis qu'elle se dédouble sur leur face externe pour donner les initiales de l'écorce interne (*ee*) et de l'écorce externe (*ei*). Afin de ne pas multiplier les dessins, nous constaterons ce fait sur la fig. 44, représentant le sommet végétatif de *Shepherdia canadensis*. Le troisième groupe comprend les assises 3 et 4; toutefois, les éléments qui composent l'assise 4 ne semblent être que des segments détachés de l'assise 3 par cloisonnements transversaux; ils ne constituent donc pas à proprement parler une assise spéciale, mais plutôt une partie de la 3ème assise, différenciée en vue de l'organisation de la moelle. La 3ème assise est l'origine du tissu vasculaire (bois et liber) et du tissu conjonctif externe et interne.

En examinant la base de la feuille de gauche (fig. 43, II), on voit que ses tissus sont en parfaite continuité avec ceux de la tige; la moelle, elle-même, semble être en relation (cloisonnements *rm*) avec les cellules allongées qui sont à la face supérieure du faisceau vasculaire de la jeune feuille. La zone procambiale (v_3) correspond à une feuille qui serait située en avant du plan de la figure. En s'adressant à des stades plus jeunes ou à la partie droite du mamelon de la fig. 43, II, on peut voir que tous les tissus de la tige participent à la formation de la feuille et, si l'on fait abstraction de la région occupée par les initiales de la tige, on peut admettre avec Douliot (26), Flot (33), G. Bonnier (13), que la tige est constituée par les bases superposées des segments foliaires: chaque segment foliaire étant l'ensemble des tissus épidermiques, corticaux, vasculaires et médullaires dépendant du développement d'une feuille et de son bourgeon axillaire.

D'après ce que nous savons de l'organisation de la plantule, nous serions même tenté d'étendre ces considérations à l'hypocotyle et à la racine principale, car il y a continuité parfaite entre le système vasculaire de la racine et celui des cotylédons, et parfois même avec celui des deux premières feuilles; mais une étude attentive du développement de l'embryon montre que la région radiculaire s'organise avant les deux feuilles cotylédonaires, et qu'il y a par conséquent lieu de maintenir l'autonomie de la radicule. Quant aux formations secondaires de la racine, on sait que G. Bonnier (13) adopte l'idée qu'elles peuvent être considérées, ainsi que celles de la tige, comme les prolongements basilaires des faisceaux foliaires primaires.

B. Genre Shepherdia.

La figure 44 donne la structure du sommet végétatif de la tige de *Sh. canadensis*.

On sait que les feuilles des *Shepherdia* sont opposées, et cette disposition, permettant d'orienter les coupes à volonté, fait que l'on obtient des préparations beaucoup plus lisibles qu'avec les *Hippophae*.

Le développement général s'effectue d'après le même processus que dans le genre *Hippophae*; toutefois, nous ajouterons: 1° que chacune des différentes zones: épiderme, écorce, stèle, moelle, paraît provenir d'une seule cellule initiale différenciée, par sa grandeur, son contenu et occupant sur l'axe de la tige le point culminant du bourgeon; 2° que les bourgeons ont bien 3 sortes d'initiales; que leurs tissus sont en relation avec les tissus correspondants de la tige; que leurs deux premières feuilles (celles qui seront à la base des rameaux et destinées à être atrophiées) demeurent très réduites, en particulier celle qui touche à la tige, et qu'elles sont opposées à la feuille axillante dont dépend le bourgeon; 3° que certaines cellules de la région périmédullaire contiennent des substances tanniques comme dans *Hippophae rhamnoides*; 4° que les poils font défaut sur l'épiderme du méristème

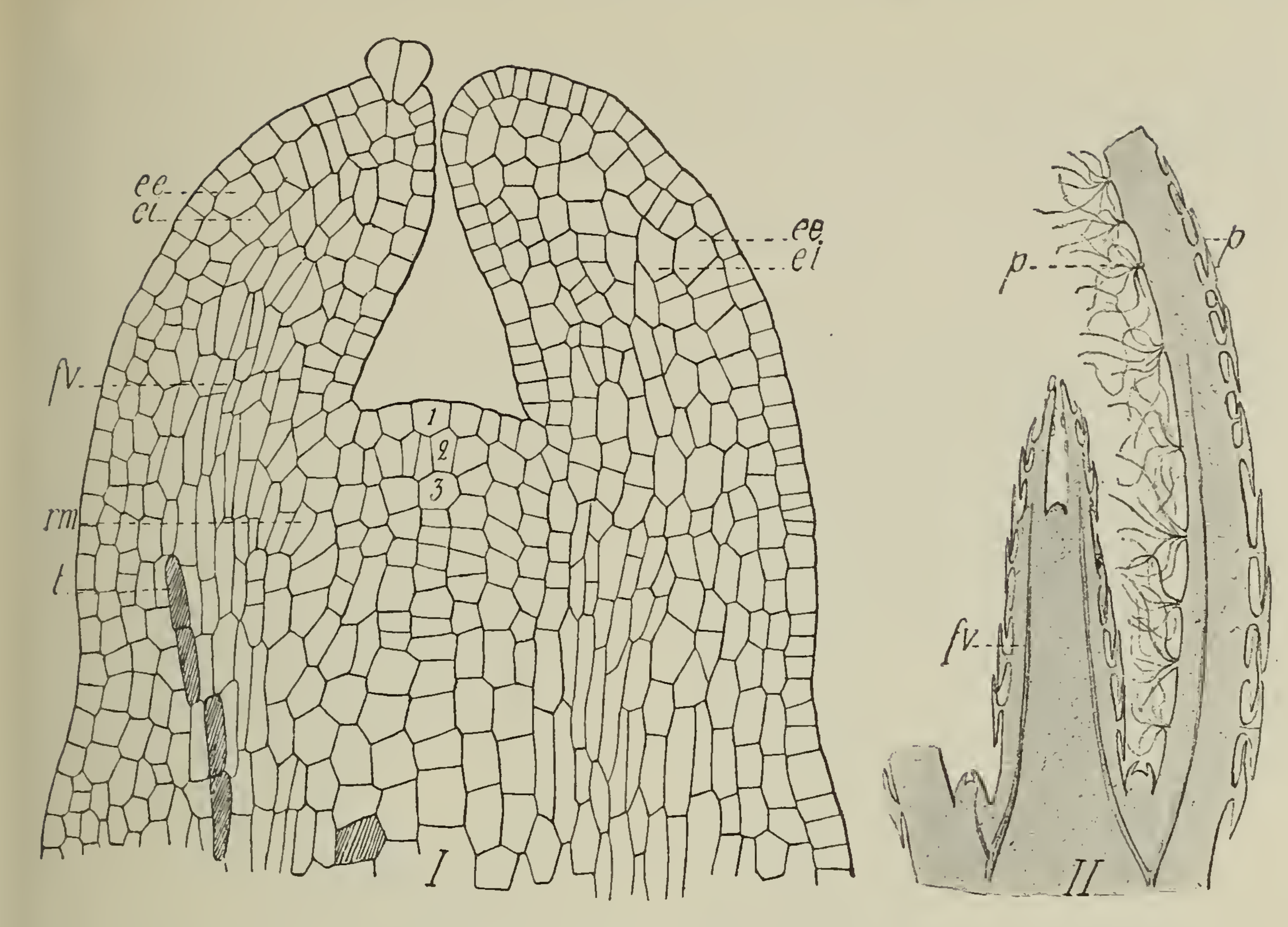


Fig. 44.

Sommet végétatif de la tige de *Shepherdia canadensis*, aux grossissements 20 et 200; ee, initiale de l'écorce externe; ei, initiale de l'écorce interne; fv, faisceau vasculaire; t, cellules tannifères; p, poils; 1, 2, 3, comme dans la fig. 43.



Fig. 45.

Sommet végétatif de la tige de l'*Elaeagnus multiflora*, aux grossissements 20 et 200. — Lettres comme dans la fig. 44.

primitif, mais qu'ils prennent naissance de bonne heure sur la face externe des feuilles et qu'ils ont une origine épidermique; 5° que les entrenœuds s'allongent rapidement par une division active

dans le sens transversal des cellules situées vers le haut de l'entrenœud (résultat déjà trouvé en traçant des divisions équidistantes le long d'un jeune entrenœud).

C. Genre Elaeagnus.

La figure 45 représente le sommet végétatif de l'*E. multiflora.* On voit que cette région est très étroite, resserrée entre les jeunes feuilles qui sont très rapprochées les unes des autres. Comme dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia,* la tige présente à son sommet 3 groupes de cellules initiales; toutefois, le méristème vasculaire semble provenir de deux assises d'initiales au lieu d'une. Le reste du développement ne présente rien de particulier. Dans le méristème vasculaire, on peut remarquer des faisceaux vasculaires (v_3) en voie de différenciation et qui semblent appartenir en propre à la tige; en réalité il n'en est rien, car ils correspondent à des feuilles situées en avant ou en arrière du plan de la coupe.

III. Structure primaire de la tige.

En raison des variations qui existent dans la disposition des feuilles le long d'une même tige (cf. Chapitre I), nous étudierons la structure primaire de la tige: d'abord dans l'entrenœud situé à la base de l'épicotyle d'une jeune plante, ensuite vers le sommet de la tige d'une plante adulte.

a) Structure du premier entrenœud à la base de l'épicotyle.

A. Genre Hippophae.

Epiderme.

L'épiderme (fig. 46, I) offre à considérer les cellules épidermiques proprement dites et les poils, les stomates nous ayant toujours paru faire défaut.

Vues de face, les cellules épidermiques sont sensiblement isodiamétriques ou un peu allongées parallèlement à l'axe de la tige (diamètre moyen de 30 à 40 μ). En section transversale, elles paraissent aussi hautes que larges (hauteur: 25 μ) et leur paroi externe est recouverte par une cuticule peu épaisse. Elles contiennent souvent un peu de chlorophylle et sont toujours abondamment pourvues de dépôts cristallins d'oxalate de calcium: sable, fines aiguilles, octaèdres. L'absence des stomates peut être expliquée par la production très hâtive d'un liège sous-épidermique qui enlèverait toute action à ces organes.

Les poils de la tige sont des poils en écusson, plus ou moins étoilés, incolores ou ferrugineux, portés par des pédoncules dont les parois cellulaires restent très minces, même après leur cutinisation. On retrouve d'ailleurs ces poils avec les mêmes caractères sur les feuilles et ils seront décrits quand il sera question de ces derniers organes.

Parenchyme cortical.

Le parenchyme cortical comprend de 8 à 9 assises de cellules à parois peu épaisses et faiblement collenchymateuses, laissant entre elles de nombreux méats, surtout du côté interne, et contenant de nombreux grains de chlorophylle; quelques-unes sont

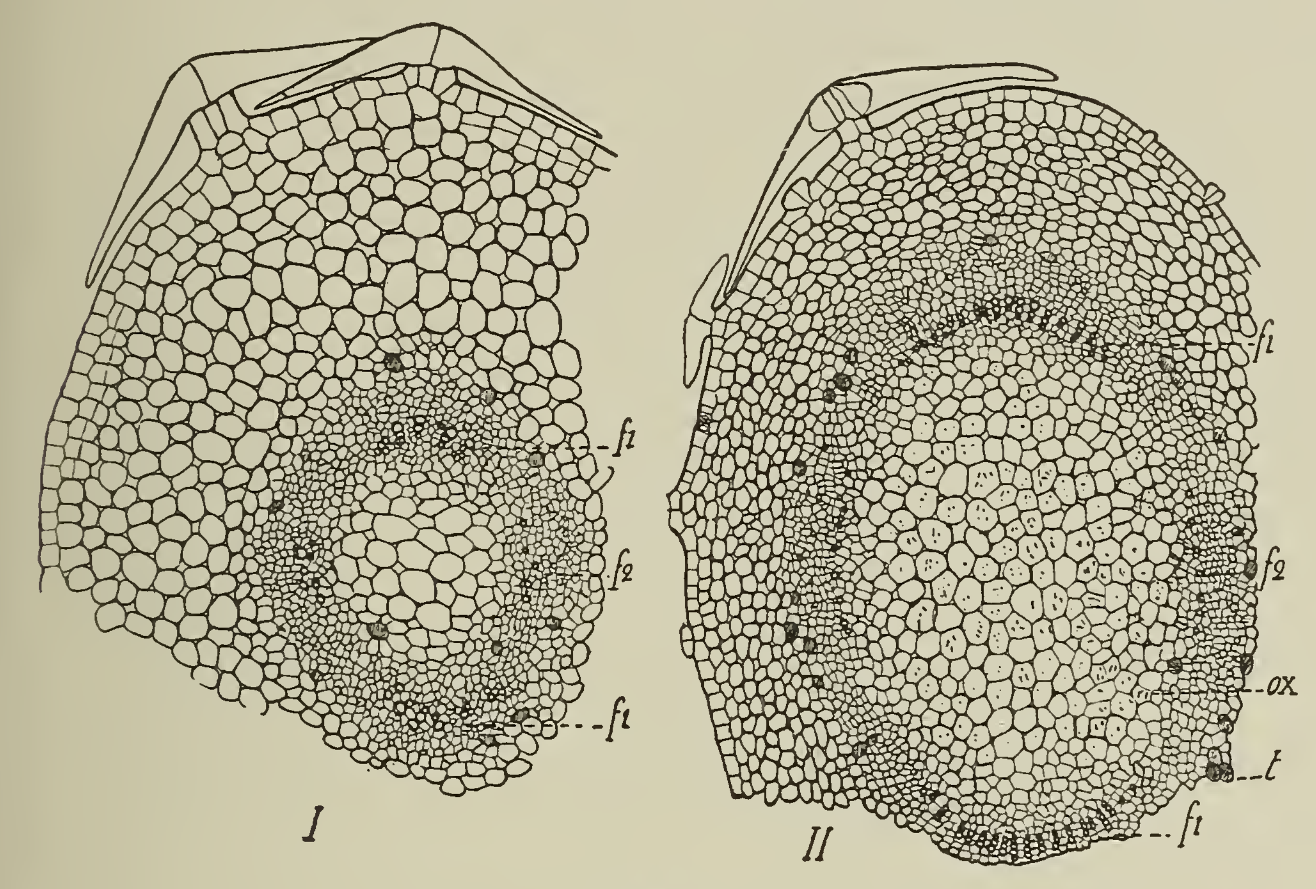


Fig. 46.

I, Section transv. du premier entrenœud de l'épicotyle d'une plantule de l'*Hippophae rhamnoides*, gr. 80 (opposition des premières feuilles). II, Section transv. d'un entrenœud (au milieu), vers le sommet d'une tige de *Shepherdia canadensis;* f_1, faisceaux libéro-ligneux dépendant des feuilles opposées situées immédiatement au-dessus du niveau de la section; f_2, faisceaux correspondant aux feuilles placées au-dessus des précédentes; ox, oxalate de calcium.

tannifères. L'endoderme n'est pas nettement différencié et ne se reconnaît sur une section transversale que par la forme et le contenu de ses cellules qui sont un peu plus aplaties tangentiellement et plus amylifères que celles du reste de l'écorce (diamètre moyen, 35 μ). L'assise corticale la plus externe ou exoderme est formée de cellules intimement unies, à contenu clair, peu chlorophyllien, et se cloisonnant tangentiellement de très bonne heure pour constituer les assises du liège.

Cylindre central.

a) Péricycle. Le péricycle est réduit à une ou deux assises de cellules à parois minces, polygonales, pressées les unes contre les autres et beaucoup plus petites que celles de l'endoderme. Leur diamètre moyen est de 35 μ en section transversale, mais elles sont de 3 à 4 fois plus longues. Un certain nombre d'entre elles, disposées en files longitudinales, se font remarquer par un contenu tannique qui les remplit presque entièrement. Afin de suivre l'accroissement en diamètre de la tige, les cellules du péricycle s'accroissent et se cloisonnent surtout en certains points de cette région; elles arrivent ainsi à constituer un tissu d'épaisseur

variable dans lequel se différencieront, au cours de la première année, de nombreuses fibres formant un anneau de sclérenchyme composé d'îlots allongés tangentiellement (section transversale) et développés dans les régions où les cellules du péricycle se sont multipliées activement.

b) Système vasculaire. Il y a 4 faisceaux libéro-ligneux disposés crucialement et séparés par 4 ou 5 files radiales de tissu conjonctif; le liber s'étend un peu à droite et à gauche du faisceau ligneux. Si l'on effectue une série de coupes le long du premier entrenœud de l'épicotyle à partir des cotylédons, on constate que les deux plus gros faisceaux libéro-ligneux sont ceux que nous avons vus s'amorcer dans la région supérieure de l'hypocotyle par un petit nombre d'éléments, et on peut les voir augmenter progressivement d'importance jusqu'à leur passage intégral dans la première paire de feuilles (feuilles opposées). Les deux autres faisceaux libéro-ligneux placés en croix avec ceux-là sont beaucoup moins développés dans le premier entrenœud; ils s'amorcent au niveau de l'insertion des cotylédons et se raccordent à leurs faisceaux vasculaires; puis on les suit le long du premier et du second entrenœud, au sommet duquel ils se rendent dans la deuxième paire de feuilles. Comme les précédents, ils sont d'autant plus gros que la région considérée et plus voisine de la feuille dont ils dépendent. La course des faisceaux libéro-ligneux est la même tant que les feuilles sont opposées, puis on la voit se modifier progressivement avec le changement qui s'opère dans la disposition des feuilles (passage de la divergence $^1/_2$ à la divergence $^2/_5$). En résumé, dans la partie inférieure de l'épicotyle: il y a 4 faisceaux libéro-ligneux primaires; chacun d'eux parcourant deux entrenœuds, de la feuille dont il dépend jusqu'à la feuille qui est directement en dessous sur la même génératrice et avec le faisceau de laquelle il se raccorde après avoir contourné le bourgeon axillaire. Les éléments libériens et ligneux sont de même nature que ceux que nous avons décrits avec la structure primaire de la racine, mais ceux du bois ont un développement centrifuge, c'est-à-dire que les derniers vaisseaux formés sont les plus externes; ils sont aussi les plus gros.

c) Moelle. La moelle est formée de cellules dont le diamètre, comme d'ordinaire, augmente de la périphérie au centre; celles du centre ont sensiblement les dimensions des cellules corticales et laissent entre elles de nombreux méats. Toutes sont à peu près dépourvues de chlorophylle et contiennent de nombreux petits grains d'amidon sphériques, souvent groupés.

B. Genre Shepherdia.

La structure générale de la base de l'épicotyle (fig. 46, II) (*Sh. canadensis*) est la même que dans *Hippophae rhamnoides*; nous retrouvons d'ailleurs cette structure au sommet des tiges adultes car les feuilles demeurent opposées tout le long de la tige des *Shepherdia*.

Pour abréger, nous ne signalerons donc que les résultats qui sont particuliers aux *Shepherdia*:

1⁰ En section transversale, l'épiderme est formé de cellules tabulaires, moins hautes que larges (hauteur 15—18 μ) et ne contenant jamais de cristaux d'oxalate de calcium. Il est revêtu de poils d'un rouge ferrugineux, portés par des pédoncules dont les éléments ont des parois minces, et présente un petit nombre de stomates, environ 15 par mm^2. Ces stomates sont orientés en tous sens, entourés de 5—7 cellules irrégulièrement disposées et souvent cloisonnées par des parois courbes, parallèles au contour externe du stomate. Les cellules stomatiques sont aussi grandes ou plus grandes que les cellules épidermiques proprement dites et laissent entre elles un ostiole elliptique largement ouvert dont la longueur atteint plus du tiers de celle de la ligne commissurale. En section perpendiculaire à leur surface externe, les cellules stomatiques paraissent rectangulaires, aussi hautes que les cellules voisines et sont situées au même niveau que les autres cellules de l'épiderme. Cette configuration du stomate est particulière au genre *Shepherdia*.

2⁰ L'exoderme se divise moins rapidement dans le sens tangentiel que dans *H. rhamnoides*.

3⁰ La moelle est d'une plus grande importance relative et contient quelques aiguilles d'oxalate de calcium.

C. Genre Elaeagnus *(E. multiflora)*.

En comparant ce genre aux *Hippophae*, et en ne citant que les caractères qui lui sont particuliers, nous avons:

1⁰ Les deux premières feuilles sont aussi sensiblement opposées, et la coupe transversale du premier entrenœud de l'épicotyle offre 4 faisceaux libéro-ligneux opposés deux à deux comme dans les genres précédents. Cependant, cette structure se modifie dès le 2ème entrenœud, car nous n'avons plus de nœuds à feuilles opposées, et la disposition des feuilles devient brusquement isolée avec un angle de divergence égal à $^2/_5$. Il faut aussi remarquer que la course des faisceaux vasculaires n'est pas la même dans les différentes plantules. Lorsque la racine est binaire (*E. hortensis*), elle a lieu comme dans *H. rhamnoides*; mais, lorsque la racine a 4 faisceaux libéro-ligneux, soit 8 dans l'hypocotyle (*E. multiflora*), 4 d'entre eux passent dans les cotylédons tandis que les 4 autres, se fusionnant deux à deux, traversent le premier entrenœud de l'épicotyle pour se rendre à la première paire de feuilles dont les relations avec la racine principale se trouvent être directement établies; les deux autres faisceaux libéro-ligneux de ce premier entrenœud sont comme ceux de toutes les plantules et se raccordent avec les faisceaux de l'hypocotyle correspondant aux cotylédons.

2⁰ L'épiderme est stomatique; vus de face, les stomates ont l'aspect de ceux de *Shepherdia canadensis* quoique l'ostiole soit beaucoup moins ouvert, mais ils en diffèrent beaucoup quand

on les examine sur une coupe perpendiculaire à leur surface externe; ils sont exserts et les cellules stomatiques sont moins hautes que les cellules voisines.

3° Les cellules corticales, comme celles de la moelle, contiennent une grande quantité de sable et de courtes aiguilles d'oxalate de calcium; leurs parois épaisses et collenchymateuses révèlent une certaine adaptation à la sécheresse (parois très minces dans les deux autres genres).

b) Structure primaire de la tige étudiée dans un entrenœud voisin du bourgeon terminal d'une plante adulte. Insertion des feuilles.

Pour le genre *Shepherdia* (feuilles toujours opposées), nous n'avons à constater aucune différence entre la structure de l'épicotyle et celle du sommet de la plante adulte. Pour les genres *Hippophae* et *Elaeagnus*, le nombre des faisceaux libéro-ligneux est variable suivant la région considérée: 4 dans l'épicotyle (feuilles opposées) et 5—6 vers le sommet de la tige (feuilles isolées à divergence $^2/_5$). Les coupes transversales pratiquées dans cette région n'ont plus une forme elliptique comme celles que nous avons précédemment étudiées et présentent un contour pentagonal. Elles ont sensiblement la même structure dans les genres *Hippophae* et *Elaeagnus*, et nous étudierons cette structure dans *H. rhamnoides*.

La coupe représentée par la fig. 47 a été pratiquée un peu au-dessous de l'insertion d'une feuille correspondant au faisceau vasculaire (*1*) et a été examinée par la face opposée au sommet de la tige. Les faisceaux numérotés *1, 2, 3, 4, 5, 6,* sont ceux qui se rendent aux feuilles de même rang, en allant de la coupe vers le sommet de la tige. On voit qu'ils font entre eux un angle de divergence égal à $^2/_5$ et qu'ils diminuent progressivement d'importance à mesure qu'ils s'éloignent de la feuille à laquelle ils correspondent; le faisceau *6*, réduit à un petit nombre d'éléments, est celui qui se rend à la feuille placée sur la même génératrice que la feuille 1 et se raccorde latéralement au faisceau vasculaire de la feuille 1, un peu au-dessous de son insertion. Des coupes pratiquées à différents niveaux montrent que tous les faisceaux libéro-ligneux de la tige sont destinés aux feuilles et qu'ils diminuent de grosseur de haut en bas, ainsi que l'a démontré d'une façon générale Hanstein (49); chacun d'eux parcourant environ 5 entrenœuds suivant une génératrice, de façon à mettre directement et sympodiquement en relation la feuille à laquelle il appartient avec la feuille située immédiatement en dessous (fig. 48).

Des sections rapprochées intéressant les régions nodales montrent comment la moelle s'insinue dans le pétiole par une sorte de boutonnière formée par le tissu vasculaire et au-dessus de laquelle est placé le bourgeon axillaire.

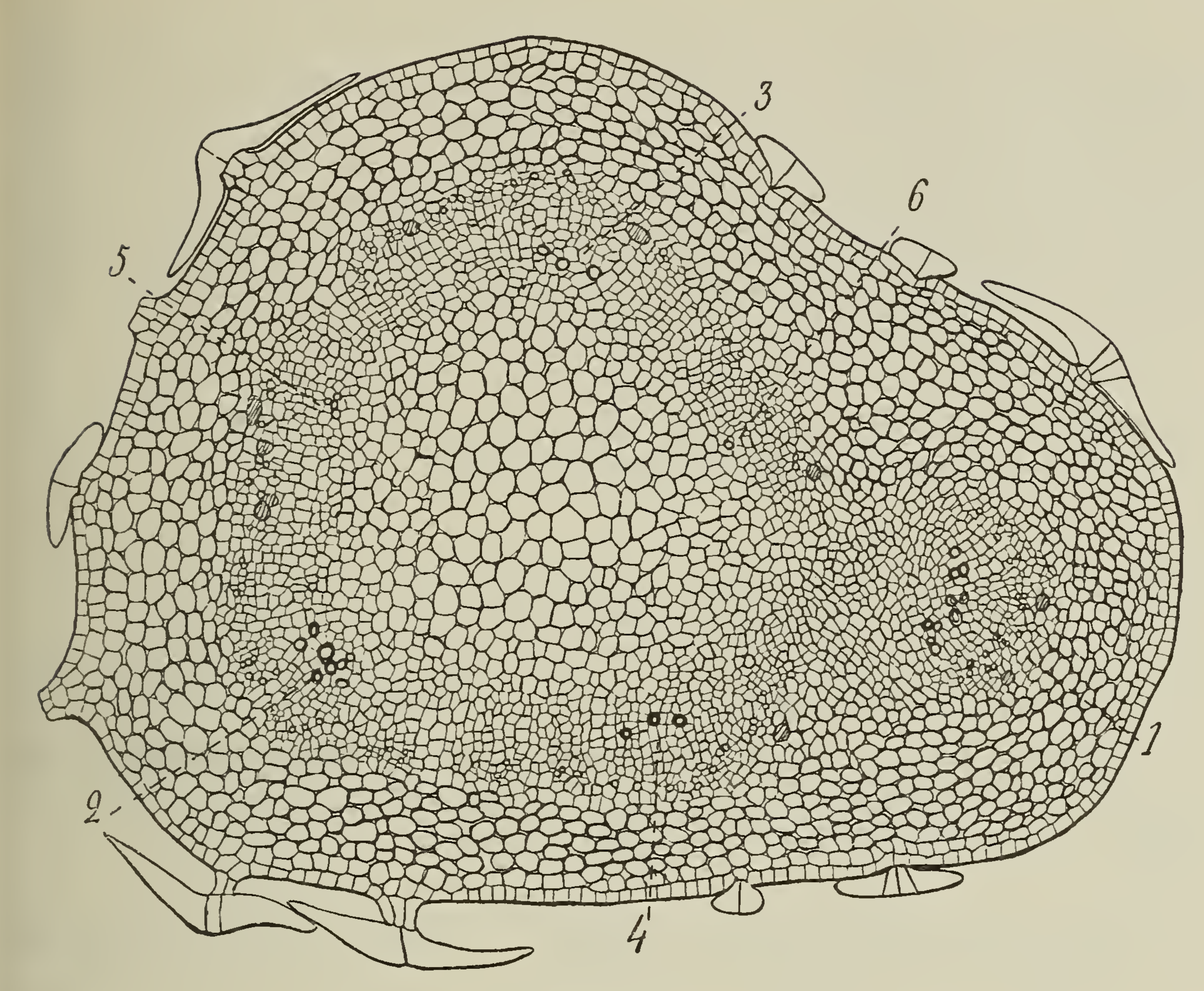


Fig. 47.

Section transversale d'un entrenœud voisin du sommet de la tige d'un *Hippophae rhamnoides* (la figure correspond à la face tournée vers la base du rameau); 1. 2. 3. 4. 5. 6, faisceaux libéro-ligneux se rendant aux feuilles 1. 2. . . ., comptées de bas en haut à partir du niveau de la section; gr. 80.

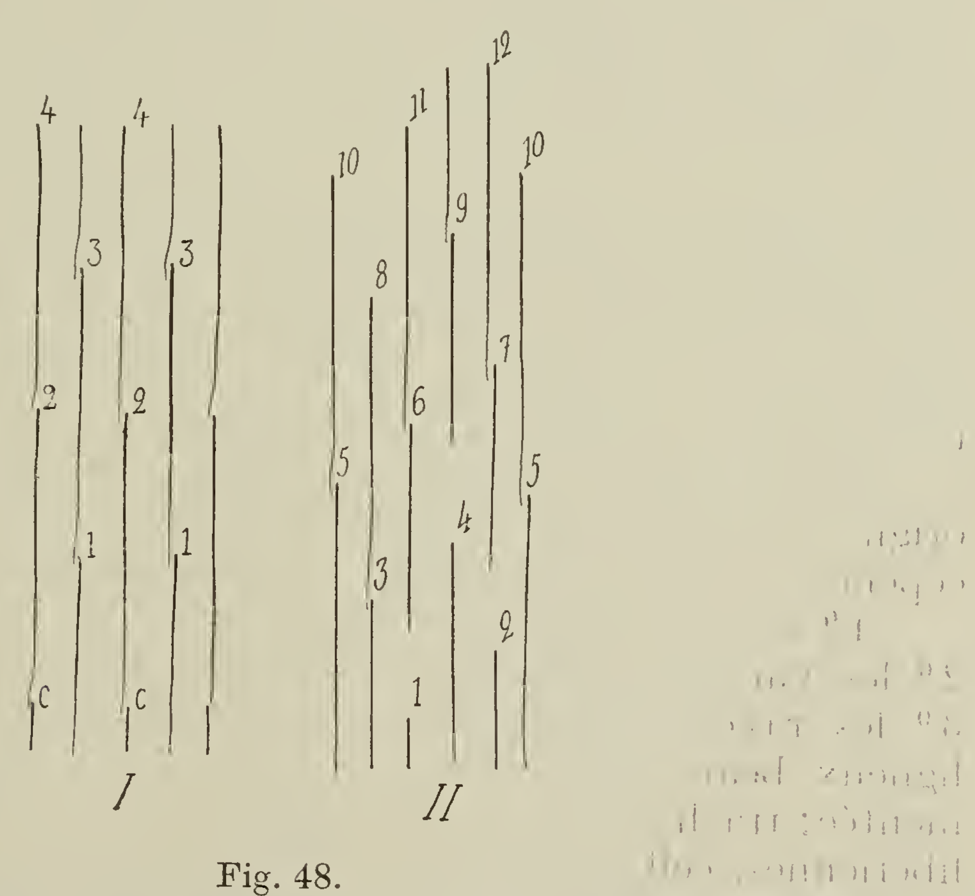


Fig. 48.

I, Course des faisceaux libéro-ligneux du bois primaire dans les premiers entrenœuds de l'épicotyle d'une plantule de l'*Hippophae rhamnoides* et dans une tige de *Shepherdia*. II, Course de ces faisceaux dans une tige d'*Elaeagnus*; c, cotylédons; 1. 2 . . ., numéros correspondant aux feuilles.

Le liber semble se différencier avant le bois, car l'anneau de méristème vasculaire qui réunit les différents faisceaux ligneux présente à sa périphérie des tubes criblés en face desquels ne sont pas encore développés les vaisseaux correspondants du bois. On trouve de nombreuses cellules tannifères dans la région péricyclique et quelques-unes seulement dans les autres régions. L'épiderme, l'écorce et la moelle ne présentent aucune différence importante avec les parties correspondantes de l'épicotyle. En particulier, l'épiderme de l'*Hippophae rhamnoides* demeure dépourvu de stomates, tandis qu'on trouve un certain nombre de ces organes sur les tiges des *Elaeagnus*.

IV. Structure secondaire de la tige.

a) Origine et développement des formations secondaires.

Les formations secondaires de la tige sont dues, comme d'habitude, à l'action d'une assise génératrice libéro-ligneuse et d'une assise génératrice subéro-phellodermique.

1⁰ Assise génératrice libéro-ligneuse. — Bois et liber secondaires.

L'assise génératrice libéro-ligneuse prend naissance de très bonne heure entre les faisceaux ligneux et les faisceaux libériens correspondants de la structure primaire, et parfois même avant leur complète différenciation, après quoi il se produit un raccordement des arcs générateurs à travers les tissus intermédiaires. Dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, l'assise génératrice ne s'établit pas toujours dans les cellules à parois minces qui bordent extérieurement et immédiatement les vaisseaux différenciés du bois primaire, mais en certains cas, dans la 5ème ou 6ème assise au-delà, vers l'extérieur, quand les vaisseaux du bois et du liber sont très espacés; de sorte qu'après la formation d'un anneau épais de bois secondaire, on peut encore voir les faisceaux du bois primaire entourés de cellules à parois minces et cellulosiques. A partir de la première année, ces cellules se sclérifient et les faisceaux de bois primaire perdent de leur netteté.

Les éléments du bois et du liber secondaires ont la même origine, la même structure et la même disposition que dans la racine; cependant nous devons faire remarquer que dans la tige:

1⁰ les couches annuelles du bois sont beaucoup plus nettes; 2⁰ les vaisseaux du bois et du liber ont un diamètre moindre; 3⁰ les rayons médullaires sont moins larges et le parenchyme ligneux beaucoup moins abondant; 4⁰ la sclérification est augmentée: trachéo-fibres à parois plus épaisses; fibres péricycliques et libériennes, cellules scléreuses plus nombreuses; striation accentuée à l'intérieur des fibres; diminution de la grandeur des ponctuations (dispositions en relations avec le rôle de soutien de la tige); 5⁰ le collenchyme augmente d'importance (protection contre l'éva-

poration); 6° les matières de réserve (amidon) sont moins abondantes; l'oxalate de calcium est fréquent, alors qu'il fait défaut dans la racine, exception faite pour *Shepherdia canadensis* dont l'écorce des jeunes radicelles contient des mâcles d'oxalate de calcium; 7° le tannin est également en plus grande quantité. (L'oxalate de calcium et le tannin seraient le plus souvent des déchets résultant de l'activité chlorophyllienne et se déposeraient au voisinage des régions où ils ont été produits.)

2° Assise génératrice subéro-phellodermique.

Douliot (26), loc. cit. indique que le périderme des *Hippophae* est d'origine sous-épidermique tandis, que celui des *Elaeagnus* est épidermique. Nous avons vérifié la justesse de cette indication par l'étude des différentes formes de l'*H. rhamnoides* et par celle de 36 espèces d'*Elaeagnus*. Nous sommes donc bien en présence d'un caractère de genre, et il y a lieu de rectifier l'opinion de Vesque (107) relative à l'absence totale de caractères anatomiques propres à délimiter le genre. Nous avons aussi étendu au genre *Shepherdia* nos recherches sur le périderme, et, comme toujours, l'anatomie s'accorde avec la morphologie pour rapprocher ce genre des *Hippophae*, car les 3 espèces de *Shepherdia* actuellement connues ont un périderme d'origine sous-épidermique comme celui de l'*H. rhamnoides*.

L'assise génératrice subéro-phellodermique se cloisonne de bonne heure quand elle se forme dans l'exoderme (tribu des *Hippophaeae*) et plus tôt encore chez les *Hippophae* que chez les *Shepherdia* (parfois même avant la différenciation complète des faisceaux libéro-ligneux de la structure primaire); au contraire, quand elle est d'origine épidermique (tribu des *Elaeagnae*), le périderme ne se forme que tardivement, au bout d'un temps qui peut varier de 1 à 4 ans.

Le liège est généralement formé de cellules tabulaires, à parois minces, souvent écrasées vers l'extérieur et contenant des produits brunâtres, tannoïdes, quand elles sont mortes. Le phelloderme n'acquiert jamais une grande importance et comprend de une à cinq assises de cellules, le plus souvent une ou deux, pourvues de chlorophylle; dans sa région la plus interne, les cellules perdent leur disposition radiale, s'arrondissent, se subdivisent et se confondent avec les cellules de l'écorce.

Pendant que se développent les formations secondaires, la moelle et le péricycle subissent aussi des modifications importantes: la moelle peut se sclérifier totalement ou en partie; les cellules du péricycle se multiplient et forment des îlots fibreux à la périphérie du cylindre central.

Afin d'apporter plus de netteté dans notre exposé sur l'anatomie comparée des tiges adultes, nous ferons cette étude par genres; ceux-ci étant parfaitement caractérisés par l'anatomie de la tige, comme l'indique le tableau suivant:

Anatomie de la tige appliquée à la division générique des *Eléagnacées*.

1⁰ Périderme d'origine sous-épidermique et de formation précoce: Tribu des *Hippophaeae*	4 faisceaux de bois primaire autour de la moelle (feuilles et rameaux opposés) genre *Shepherdia*.
	Plus de 4 faisceaux de bois primaire, ordinairement 5, dans la région périmédullaire; feuilles isolées (angle de divergence égal à $^2/_5$). Rem. Les feuilles sont opposées à la base de l'épicotyle et accidentellement en certains points des tiges adultes, de sorte qu'en ces régions la structure générale est celle des *Shepherdia* genre *Hippophae*.

2⁰ Périderme d'origine épidermique et de formation tardive (au bout de 1 à 4 ans):
Tribu des *Elaeagnae*: genre *Elaeagnus*.

b) Anatomie comparée des tiges adultes.

A. Genre Hippophae (1 espèce).

Nous décrirons la structure d'une tige âgée de cinq ans; car, ainsi que le fait très justement remarquer Houlbert (51) „l'emploi de rameaux jeunes est absolument insuffisant pour une étude comparative, car le bois n'acquiert ses caractères définitifs que lentement et progressivement".

Epiderme. L'épiderme (fig. 49, I) est mortifié, mais il demeure longtemps adhérent au liège sous-jacent, même lorsqu'il est crevassé, et il contribue par sa présence à donner un aspect lisse aux tiges de l'*H. rhamnoides*. Vues de face, les cellules épidermiques sont polygonales, rectilignes, sensiblement isodiamétriques, parfois un peu allongées suivant la longueur de l'organe ou groupées en rosettes autour de la base des poils et contiennent de nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium en forme de baguettes étroites, parallélipipédiques. Ainsi, nous ne retrouvons plus les gros octaèdres que nous avons signalés dans les jeunes cellules de l'épiderme; ils se sont donc vraisemblablement dissous, tandis que ces cellules se remplissaient de produits bruns, pour recristalliser ensuite sous une forme adaptée à la nouvelle composition du milieu, c'est-à-dire en aiguilles. En section transversale, les cellules épidermiques sont tabulaires, recouvertes extérieurement d'une mince cuticule souvent détachée des couches cellulosiques sous-jacentes et donnant des reflets miroitants aux tiges âgées des *Hippophae*. Nous avons déjà expliqué comment ces tiges prenaient une teinte d'un blanc argenté vers la fin de leur première année, par suite de la présence d'un épais revêtement de poils remplis d'air; ces poils tombent pendant la deuxième année et l'épiderme prend alors un aspect luisant gris-fer. Les stomates paraissent faire défaut.

Ecorce. L'écorce (fig. 49, I) comprend l'écorce proprement dite et les formations secondaires péridermiques.

L'écorce proprement dite a une épaisseur de 5 à 8 cellules, quel que soit l'âge (de 1 à 9 ans); ces cellules sont arrondies et un peu allongées tangentiellement, mais elles sont plus petites, plus arrondies, plus collenchymateuses, plus riches en chlorophylle, plus conjointes à la périphérie que vers l'intérieur (diam. moyen, 13—16 μ); certaines d'entre elles sont pourvues d'épaississements collenchymateux leur donnant un aspect

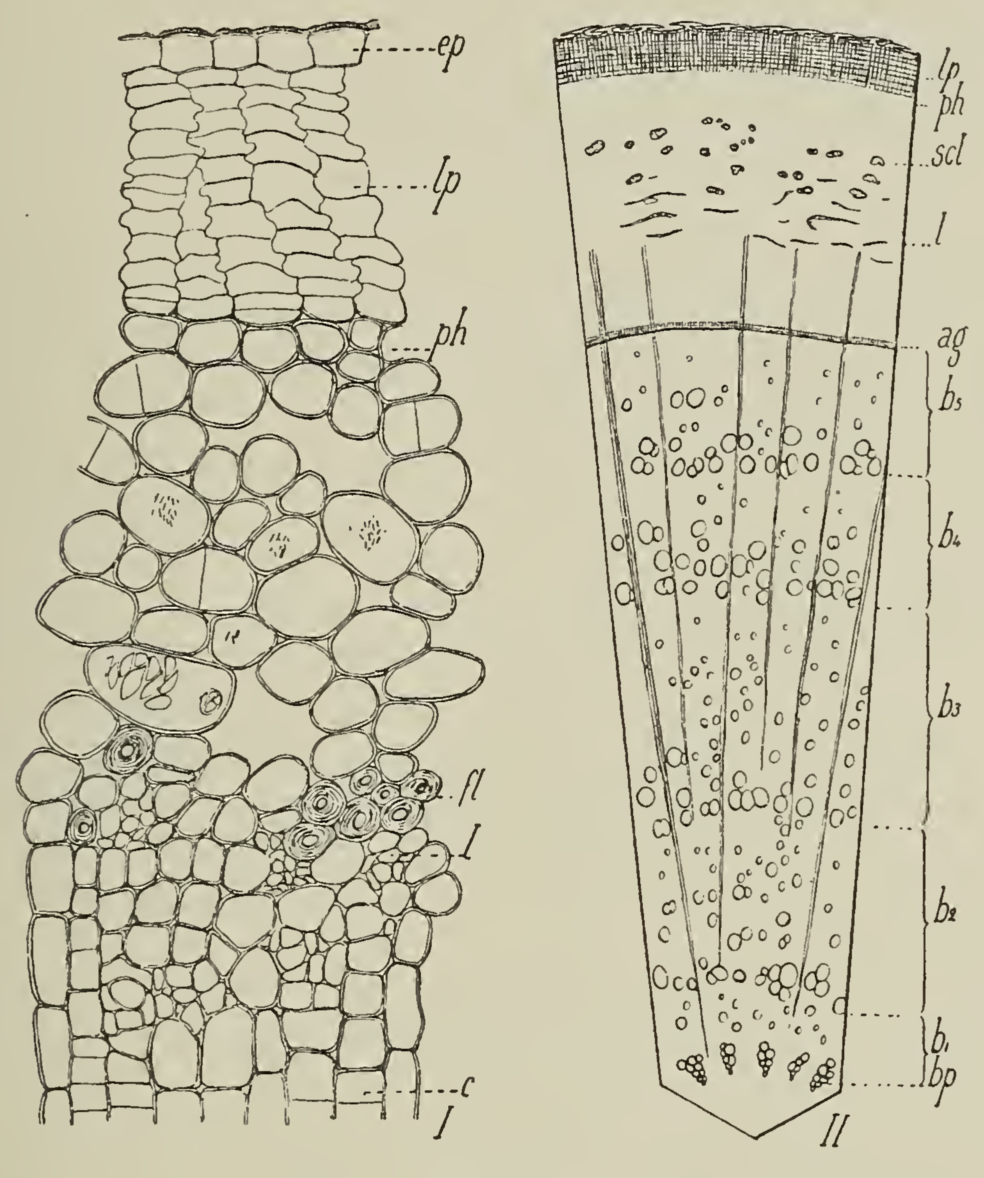


Fig. 49.
I. Ecorce et liber d'une tige d'*Hippophae rhamnoides* âgée d'un an; gr. 180; II, section transv. schématique d'une tige d'*H. rhamnoides* âgée de 5 ans; ep, épiderme; lp, liège péridermique; ph, phelloderme; l, liber; fl, fibres libériennes c, cambium; bp, bois primaire; b_1, b_2 . . ., bois de la 1ère, de la 2ème année . . .

réticulé ou grillagé. Le tannin se rencontre çà et là dans des cellules isolées ou groupées. L'oxalate de calcium est à l'état sableux et se trouve en quantités très variables suivant les spécimens étudiés. Dans la région corticale externe on remarque, surtout sur les coupes tangentielles, des canalicules aérifères formés par des cellules creusées en gouttière en quelque point de leurs parois. L'endoderme est très peu net, surtout dans les tiges âgées; il est amylifère ainsi que les cellules voisines de l'écorce, et sa situation serait des plus incertaines si elle n'était indiquée par les îlots fibreux péricycliques qu'il délimite du côté externe.

Le péri d e r m e, d'origine sous-épidermique, comme nous le savons, comprend, suivant le rayon, une vingtaine de cellules de liège, une assise de cellules génératrices à fonctionnement

continu, et du côté interne, 1—4 assises de cellules phellodermiques chlorophylliennes; dans son ensemble, il est toujours moins épais que l'écorce proprement dite (épaisseur totale de l'écorce, 0,2—0,3 m).

Le liège est formé vers l'intérieur de 4—6 rangées de cellules tabulaires, vivantes, à parois minces, à contenu incolore, avec quelques petits grains d'oxalate de calcium; vers l'extérieur, de cellules mortes très aplaties avec un contenu brun-rouge (tannoïde).

a) Péricycle. En section transversale et dans une jeune tige, le péricycle présente un anneau de sclérenchyme presque continu; toutefois dans une tige âgée (fig. 49, I), par suite de l'épaississement progressif du cylindre central, cet anneau est fragmenté en petits îlots très espacés, entre lesquels s'interposent quelques cellules provenant du liber ou de l'écorce, mais laissant entre elles des méats très développés. Les fibres péricycliques ont un diamètre un peu plus grand que celui des fibres libériennes et leur lumen est très étroit; fortement lignifiées dans leurs parties externe et moyenne, elles présentent une lamelle cellulosique à l'intérieur et leurs parois sont traversées par des ponctuations simples en forme de canaux très étroits, inclinés à 60^0 sur l'axe longitudinal.

Sur des sections tangentielles, on voit que les fibres forment des faisceaux longitudinaux, réunis par des anastomoses très inclinées, de sorte que l'ensemble du sclérenchyme forme un lacis à grandes mailles emprisonnant un tissu parenchymateux à parois minces; il n'y a pas de cellules scléreuses au voisinage des fibres, comme il arrive souvent dans le genre *Elaeagnus*. Dans certains groupes, les fibres péricycliques sont parfois tordues l'une sur l'autre à la façon des torons d'une corde, ou bien, en s'enlaçant, elles forment des nodosités aux points de contact et prennent un aspect genouillé. La surface extérieure des fibres est généralement lisse comme l'intérieur de leurs parois; mais, lorsque les fibres sont peu épaisses et par conséquent assez malléables, il arrive qu'elles présentent des déformations curvilignes, de courtes bifurcations à leurs extrémités, résultant des pressions exercées par les cellules voisines.

Certaines cellules du péricycle (fig. 50, II, III) à parois minces, contiguës à la face interne des îlots fibreux sont tannifères; elles sont allongées, articulées les unes aux autres et portent de curieuses ponctuations arrondies en forme de boutons saillants.

b) Liber. Les formations libériennes acquièrent de plus en plus d'importance à mesure que la plante vieillit; elles constituent environ la moitié de l'épaisseur du tissu tendre qui entoure le bois quand la plante a une année, et elles arrivent à occuper les trois quarts de cette épaisseur dans une plante de 8 années. En section transversale, elles ont le même aspect que dans la racine: bandes alternantes de fibres libériennes, de tissu criblé et de grosses cellules de parenchyme libérien contenant souvent du tannin et de l'amidon en quantité variable suivant les saisons. Ces zones sont coupées par des rayons médullaires le plus souvent à une seule rangée de cellules, très rarement bisériés, même dans

les tiges âgées et se poursuivant assez nettement jusqu'au voisinage du péricycle tant que la plante est jeune (1—2 ans), mais devenant de plus en plus indistincts à la périphérie à mesure que la plante devient plus âgée. Les tubes criblés ont la même origine, la même structure et subissent la même évolution que dans la racine; cependant, nous devons remarquer qu'ils sont un peu plus petits (long. des cellules criblées, 200—250 μ; diam. 12—15 μ).

Sur une section transversale, les fibres libériennes sont étroites, isolées ou en très petits îlots éparpillés ne constituant pas des anneaux continus. Ces îlots sont parfois traversés par des rayons médullaires, et les changements d'orientation subis par la partie incluse de ces rayons indiquent clairement que les faisceaux fibreux subissent des torsions sur eux-mêmes. Sur une section longitudinale, les fibres libériennes paraissent étroites, allongées, cylindriques dans leur région moyenne et terminées par des pointes longuement coniques, c'est-à-dire qu'elles ont la même forme générale que celles du péricycle, mais elles sont plus minces et de contour plus régulier.

Le long des faisceaux fibreux, dans les tiges âgées, on distingue, sans aucun réactif, de longues files de cellules très allongées, articulées suivant leur longueur et pleines d'un contenu noirâtre desséché et cassant.

Le parenchyme libérien revêt la même forme que dans la racine; cependant il est plus chargé de tannin, moins amylifère et plus collenchymateux; certaines cellules dispersées contiennent de l'oxalate de calcium sableux, comme celles des rayons médullaires.

c) Bois. Section transversale. Les zones annuelles (fig. 49 II) se distinguent d'une façon très apparente les unes des autres, car le bois du printemps, ainsi que le fait exactement remarquer Houlbert (51), est marqué par des zones concentriques de 2 ou 3 rangées de gros vaisseaux à parois minces et souvent contigus. Ces vaisseaux sont ouverts et laissent fréquemment apercevoir leurs grands diaphragmes obliques, percés d'une large ponctuation. Le reste du bois de l'année est très compact et presque entièrement formé de trachéo-fibres; un petit nombre de vaisseaux à parois minces et d'un faible diamètre (vaisseaux ouverts) se trouvent dispersés çà et là au milieu des trachéo-fibres, sauf dans le bois d'automne où ils manquent totalement. Les trachéo-fibres, fortement lignifiées, ont un contour polyédrique, un lumen étroit et des ponctuations aréolées, particulièrement réparties sur les parois radiales où elles sont distribuées sans ordre; ce sont elles qui rendent le bois de l'*H. rhamnoides* si cassant, si résistant aux effets destructeurs de l'humidité (densité du bois: 0,6—0,86).

Le bois des tiges âgées se divise en 2 zones: une zone externe de teinte claire ou aubier et une zone plus interne, colorée en brun ou cœur du bois. Dans la région du cœur, les cellules du parenchyme ligneux et des rayons médullaires ne contiennent

plus ni amidon ni protoplasma vivant, et, contre leurs parois sont appliqués des produits brunâtres, tannoïdes. Les vaisseaux ouverts sont obstrués par des thylles souvent soudés les uns aux autres pour former des bouchons de couleur brun-foncé. C'est ordinairement dans leur cinquième année que les zones ligneuses prennent l'aspect du bois dur.

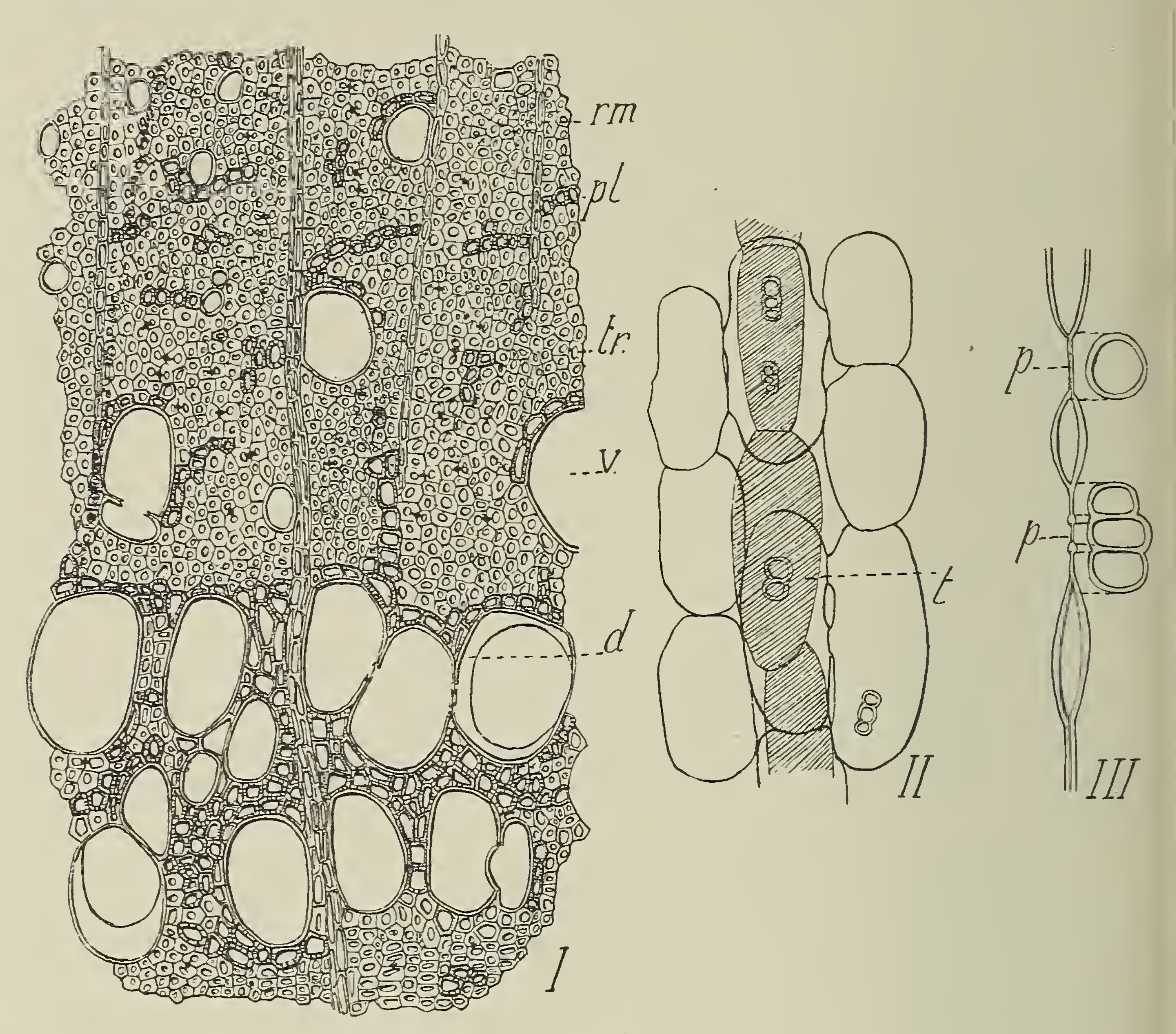


Fig. 50.

I. Bois de l'*Hippophae rhamnoides* (bois de la 7ème année); rm, rayon médullaire; pl, parenchyme ligneux; tr, trachéo-fibres; v, vaisseau ouvert; d, diaphragme d'un vaisseau ouvert; gr. 80; II, file de cellules tannifères (t) dans la région péricyclique; III, coupe transv. et vue de face des ponctuations (p) des cellules tannifères et cellules voisines; gr. 250.

Comme nous le savons déjà, le bois primaire (v. annelés, spiralés, rayés) forme ordinairement de petits îlots dans la région périmédullaire, et chacun de ces petits îlots peut demeurer pendant plus d'une année entouré d'un tissu formé de petites cellules à parois cellulosiques provenant du méristème vasculaire et finissant par se sclérifier.

Le parenchyme ligneux (fig. 50, I), très amylifère à l'automne et dépourvu de réserves à la fin du printemps, comprend quelques cellules dispersées au voisinage des rayons médullaires et des gros vaisseaux du printemps; toutefois, il ne forme jamais de bandes transversales continues réunissant les rayons médullaires voisins; il est donc en somme peu développé.

Les rayons médullaires sont très étroits et très nombreux; pendant les deux on trois premières années, ils sont uniquement formés d'une seule rangée de cellules étroites, allongées dans le sens radial, mais pendant les années suivantes, quelques-uns d'entre eux peuvent se dédoubler et devenir bisériés (grands rayons).

Sections longitudinales. Des sections longitudinales nous montrent que les éléments du bois secondaire de la tige sont les mêmes que ceux de la racine: 1⁰ vaisseaux ouverts striés obliquement, à diaphragmes obliques monoperforés, à ponctuations aréolées, arrondies ou elliptiques, à fente plus petite que l'aréole; longueur des vaisseaux (hydrocytes): 0,2—0,3 mm; diam. 30—100 μ dans le bois du printemps, 12—15 μ dans le bois de l'été; 2⁰ trachéo-fibres (vaisseaux imparfaits) à parois épaisses, lisses ou striées transversalement à l'intérieur, long. 0,2—0,3 mm; diam. 28—32 μ; 3⁰ parenchyme ligneux peu abondant, à cellules étroites, allongées, souvent rectangulaires, à parois scléreuses épaissies, criblées de ponctuations simples, arrondies; 4⁰ rayons médullaires (section tangentielle) en bandes étroites, allongées, monosériées, rarement bisériées dans la région moyenne, hauts de 5—40 cellules souvent allongées parallèlement à l'axe de la tige, parfois arrondies en certains points; à parois épaisses, scléreuses, contenant à l'automne de petits grains d'amidon (2—3 μ), souvent un peu d'oxalate de calcium sableux et remplies de produits brunâtres dans la région du bois dur.

Thylles. Dans la région du bois dur, la cavité des vaisseaux parfaits est souvent obstruée par des thylles résultant d'une sorte d'hypertrophie des cellules du parenchyme ligneux qui bordent le vaisseau. Ces thylles, de couleur jaunâtre, ont, soit la forme de boutons hémisphériques appliqués par une large base contre les parois latérales du vaisseau, soit celle de disques biconcaves oblitérant complètement le canal vasculaire. Leur surface libre paraît zonée par des couches d'inégale réfringence, tandis que leurs parties internes ont un aspect granuleux. Ils sont solubles dans l'eau de Javel concentrée, insensibles à l'action des réactifs iodés, ne peuvent être colorés par le vert de méthyle, la teinture d'Alkanna, prennent une teinte légèrement plus brune avec le bichromate de potassium; enfin se colorent facilement par le rouge de ruthénium, mais plus difficilement avec le vert d'iode et le réactif genevois. L'ensemble de ces réactions indique qu'ils sont constitués par des mucilages pectosiques imprégnés de tannoïdes.

d) Moelle. Région centrale. En section transversale, la moelle, d'un roux léger, est formée vers le centre d'éléments arrondis à parois minces, laissant entre eux de nombreux méats; les uns, le plus souvent isolés, parfois réunis par 2, contiennent des produits brunâtres tanniques; les autres renferment de l'eau et assez rarement quelques paquets d'aiguilles d'oxalate de calcium; mais, comme les premiers, ils sont dépourvus de tout contenu protoplasmique vivant. En section longitudinale,

les cellules médullaires paraissent environ deux fois plus longues que larges et sont pourvues de grandes ponctuations elliptiques, allongées dans le sens transversal; les cellules à contenu brunâtre sont moins larges que les autres et forment des chaînes longitudinales, le plus souvent unisériées, réunies par des anastomoses et constituant au sein de la moelle un véritable réseau tannifère — diamètre des cellules médullaires, 20—40 μ; long. 40—60 μ.

Région périmédullaire. Dans la région périmédullaire, assez étroite (3—4 assises de cellules), les éléments sont beaucoup moins larges que dans la région centrale et leurs parois sclérifiées sont fortement épaissies: ce sont des cellules vivantes contenant de nombreux grains d'amidon; mais, çà et là, on peut aussi remarquer des cellules mortes, sans noyau, renfermant des produits brunâtres et des débris de grains d'amidon altérés — diamètre des cellules périmédullaires: 5—12 μ; longueur: 100—120 μ.

Comme nous le savons déjà, lorsque les tiges sont jeunes, la partie de la région périmédullaire qui avoisine la pointe interne des faisceaux ligneux primaires est formée de petites cellules dont les parois demeurent plus longtemps minces que celles des autres parties de la région périmédullaire, mais qui finissent cependant par se sclérifier au bout d'une année.

Adaptation. — Action du milieu sur la structure de la tige de l'Hippophae rhamnoides.

Nous savons (cf. Première partie: Systématique) que l'*H. rhamnoides* comprend 3 sous-espèces dont les caractères distinctifs nous ont paru avoir été créés par les effets d'une adaptation au milieu: 1° ssp. *eu-rhamnoides,* forme que nous venons d'étudier; 2° ssp. *salicifolia,* plante des régions chaudes et humides du versant sud de l'Himalaya; 3° ssp. *thibetana,* espèce des hauts plateaux arides du Thibet.

Afin de nous rendre compte de l'influence du milieu sur la structure anatomique des tiges de l'*H. rhamnoides,* nous avons étudié: 1° la tige de ssp. *salicifolia* (absence de matériaux pour ssp. *thibetana*); 2° les rameaux-épines; 3° les tiges souterraines adventives ou drageons.

1° Tige de l'Hippophae rhamnoides ssp. salicifolia. Comparée à celle de ssp. *eu-rhamnoides,* la tige de ssp. *salicifolia* a: 1° des vaisseaux plus larges; 2° un parenchyme ligneux beaucoup plus abondant; 3° des rayons médullaires scléreux, mais aussi des rayons médullaires hétérogènes à éléments sclérifiés et à éléments à parois minces; 4° fréquemment des rayons médullaires à deux rangées de cellules et parfois même des rayons médullaires à 3 rangées de cellules. Ces rayons médullaires, en général moins scléreux, sont aussi beaucoup moins étendus dans le sens de la longueur de la tige (hauteur d'une quinzaine de cellules au plus, au lieu de 30 à 45); 5° l'écorce, plus collenchymateuse,

plus lacuneuse, un peu plus épaisse; 6° la moelle et le liège sous-épidermique de teinte beaucoup plus rouge.

En résumé, on voit que les modifications portent sur les rayons médullaires, le parenchyme ligneux et les contenus tannoïdes; selon nous, elles seraient occasionnées par le climat chaud et humide du versant sud de l'Himalaya.

2° Rameaux-épines. Nous savons que la spinescence des *Hippophae* varie avec le milieu et que les épines de ces arbustes sont des rameaux modifiés. La structure des rameaux-épines (fig. 51) s'éloigne de plus en plus de celle des rameaux ordinaires à mesure que l'on se rapproche de leur pointe. Etudions successivement les modifications que subit chacune des régions principales: épiderme, écorce, liber, etc. quand on la suit, de la base de l'épine jusqu'à son extrémité.

L'épiderme augmente de hauteur, épaissit sa cuticule et ses parois, perd ses aiguilles d'oxalate de calcium. Le liège péridermique disparaît peu à peu. L'écorce, d'abord épaisse de 8 rangées de cellules arrondies laissant entre elles de nombreux méats, se réduit finalement à 1—2 rangées de cellules très collenchymateuses, épaissies aux angles, et fortement chargées de produits bruns tanniques; cependant, en certains points, les parois des cellules corticales peuvent se cutiniser. Le péri-

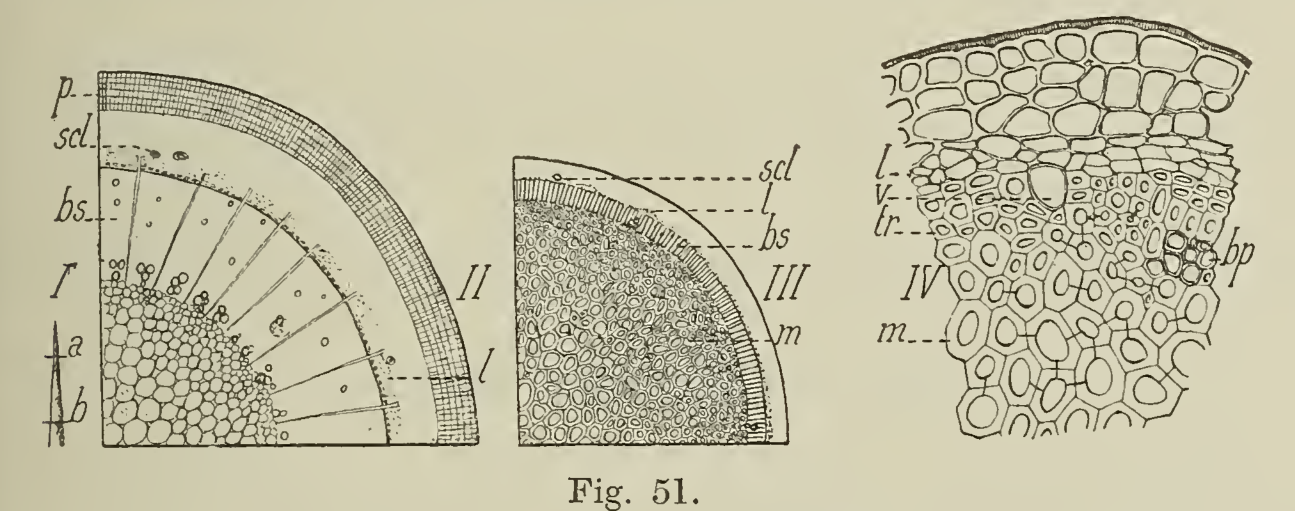


Fig. 51.

Structure des rameaux épineux de l'*Hippophae rhamnoides* — I, rameau épineux; II, section transversale au niveau b de I (schéma); III, section au niveau (a) de I (schéma); IV, une portion agrandie de la figure III, gr. 80; p, périderme; scl, fibres péricycliques; bs, bois secondaire; tr, trachéo-fibres; bp, faisceaux de bois primaire; m, moelle sclérifiée vers la pointe de l'épine.

cycle et le liber perdent leurs fibres et deviennent presque indistincts, tant ils sont réduits dans l'épine. Le cylindre ligneux se rétrécit également et diminue progressivement d'importance relative; vers la pointe, il ne renferme plus de vaisseaux ouverts, mais seulement des trachéo-fibres. La moelle (fig. 51, IV) épaissit considérablement les parois de ses cellules, se lignifie, accumule des produits tanniques brunâtres, augmente beaucoup d'importance et constitue presque à elle seule toute l'extrême pointe de l'épine.

Lhôtelier (62) dans ses „Recherches sur les plantes à piquants" a consacré quelques lignes aux rameaux-épines de l'*Hippophae rhamnoides* et constate judicieusement une différen-

ciation des éléments en vue d'augmenter la résistance du rameau. Nous avons complété ce premier aperçu, et nous faisons remarquer que nos observations ne concordent pas avec celles de Lhôtelier en ce qui concerne la „plus grande épaisseur de l'anneau du bois, comparée au rayon total".

3⁰ Tiges souterraines. Nous avons étudié les jeunes drageons dans leur partie souterraine et, sauf la réduction signalée dans la région médullaire, nous avons retrouvé les résultats généraux donnés par Costantin (25), dans son étude comparée des tiges aériennes et souterraines, à savoir: grand développement en diamètre du parenchyme cortical, formation de grands méats et lacunes, dégradation du bois, réduction du nombre des fibres péricycliques. A ces résultats généraux, nous en ajouterons d'autres qui sont particuliers aux *Hippophae*: 1⁰ diminution considérable du nombre des poils épidermiques et simplification de leur structure (cette persistance des poils sur les organes souterrains, tiges et feuilles, témoigne de la fixité de la pubescence chez les Eléagnacées); 2⁰ disparition de l'oxalate de calcium dans l'épiderme; 3⁰ hypertrophie des cellules médullaires et formation de nombreuses lacunes dans la moelle.

B. Genre Shepherdia.

Le genre *Shepherdia* comprend 3 espèces bien distinctes: *Sh. canadensis, Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia.* Afin de grouper les caractères anatomiques particuliers à chacune de ces espèces, nous décrirons d'abord la tige de *Sh. canadensis,* puis passant successivement aux deux autres espèces, nous indiquerons les différences de structure qu'elles présentent avec le type décrit:

1⁰ Tige de Shepherdia canadensis.

Epiderme. Vers l'extrémité des rameaux, l'épiderme est recouvert de poils écailleux d'un rouge cuivreux; vers leur base et dès la deuxième année, il est glabre et de couleur grisâtre. Il porte des stomates dont la structure nous est déjà connue (structure pre de la tige); vues de face, les cellules épidermiques sont polygonales, rectilignes, sensiblement isodiamétriques et paraissent dépourvues de tout dépôt cristallin; diamètre moyen: 30—40 μ; en section transversale, elles sont tabulaires, limitées du côté externe par une cuticule généralement épaisse, mais d'épaisseur très inégale, souvent granuleuse vers l'extérieur, renflée en boutons (fig. 52, II) du côté interne et formant de courtes lames séparatrices entre les cellules; contre la cuticule et à l'intérieur est appliquée une couche cellulosique, mince comme les autres parois des cellules épidermiques. Celles-ci se remplissent de substances tannoïdes, rougeâtres après la formation du liège péridermique, et ne subérifient point leurs membranes.

Ecorce. L'écorce offre à considérer le périderme et l'écorce proprement dite.

En section transversale, le liège du périderme (fig. 52, I) est formé de cellules tabulaires, de 3 à 4 fois plus larges que hautes et disposées en séries radiales (environ une trentaine par série au bout de trois ans). Les cellules les plus externes ne s'aplatissent point comme celles de l'*Hippophae rhamnoides* pour constituer une couche lamelleuse, car leurs parois sont plus résistantes et ne sont point contenues par la lame épidermique; celle-ci se crevassant de bonne heure sous l'action des pressions internes, les fentes déterminées dans l'épiderme sont suivies d'un déchirement des cellules du liège sous-jacent et l'assise génératrice subéro-

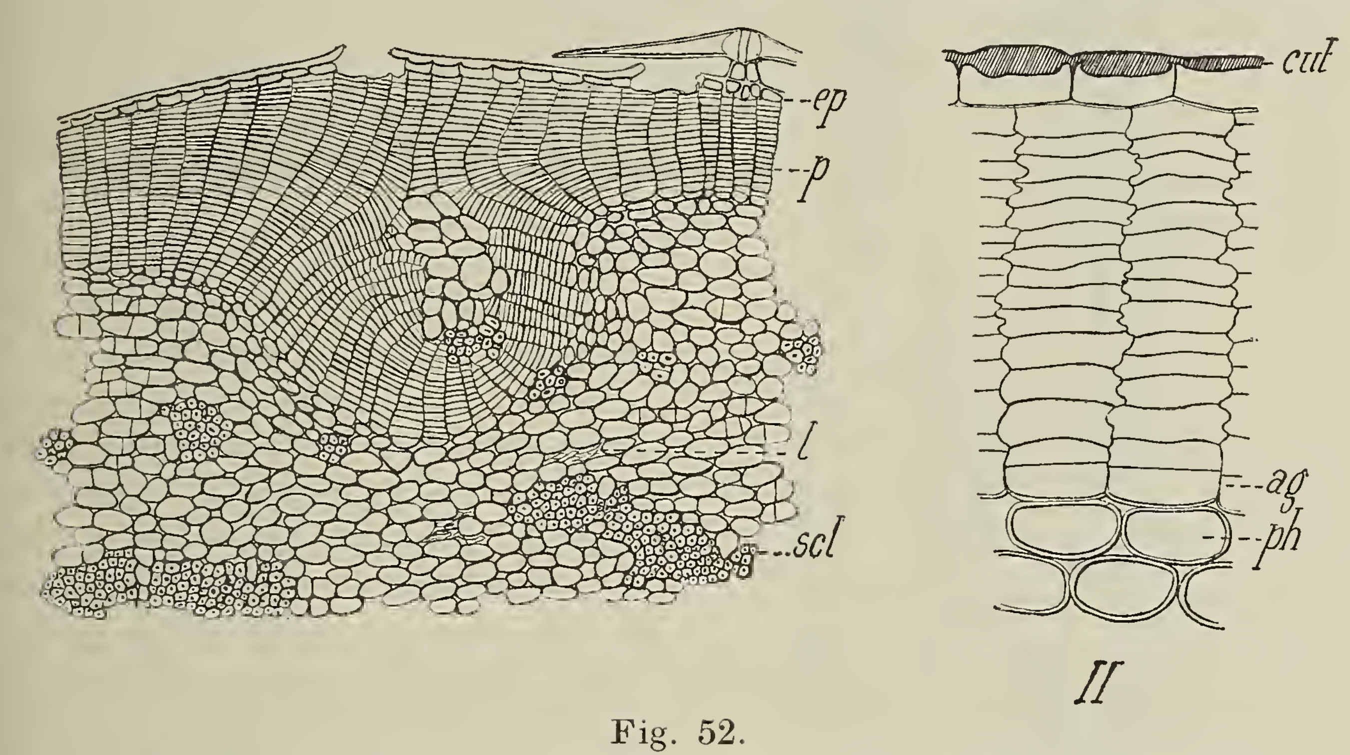


Fig. 52.
Ecorce et périderme de *Shepherdia canadensis* (lettres comme dans les fig. précédentes); — I, gr. 80; II, gr. 200.

phellodermique, elle-même, peut être rompue par la dilatation du cylindre central. Dans ces conditions, il ne tarde pas à se former en face des interruptions, soit au sein de l'écorce, soit dans le péricycle, soit plus profondément encore et dans le liber, une nouvelle plage de cellules génératrices reliant les fragments de l'assise génératrice normale. Les tissus extérieurs à ces nouvelles formations se mortifient souvent après avoir subérifié leurs parois et peuvent contenir des fibres péricycliques ou libériennes. Du liège cicatriciel, de plus en plus profond, prend ainsi naissance et forme avec les tissus exfoliés un véritable rhytidome.

Le phelloderme est toujours très réduit; il comprend 1—4 assises de cellules confondues avec celles de l'écorce du côté interne.

L'écorce proprement dite est formée comme celle des *Hippophae* de 6—8 assises de cellules arrondies, à parois collenchymateuses, et subissant de fréquents cloisonnements radiaux, très actifs en certains points, et presque nuls ailleurs. Des sections longitudinales tangentielles mettent en évidence la présence de nombreuses racines adventives attendant des conditions favorables pour se développer.

Péricycle. Le péricycle offre la même disposition que dans *Hippophae rhamnoides*. On remarque également de nombreu-

ses files de cellules tannifères, mais leurs parois sont plus minces que dans cette espèce et ne présentent pas de ponctuations saillantes. Les fibres péricycliques de *Shepherdia canadensis* (fig. 53) peuvent aussi être distinguées de celles de l'*Hippophae rhamnoides*: elles sont moins lisses, plus noueuses et moins enlacées; elles offrent parfois des nodosités annulaires rappelant le clitellum des lombrics, espacées ou réunies en chapelets, et propres à augmenter la cohésion des faisceaux fibreux. Si l'on dissocie ces fibres par la macération de Schulze ou par une ébullition prolongée dans une dissolution concentrée de potasse caustique, on remarque la présence d'un certain nombre d'éléments filiformes, continus ou divisés en courts segments, et que nous croyons être des fibrilles atrophiées, comprimées, laminées par les fibres voisines (fig. 53, f).

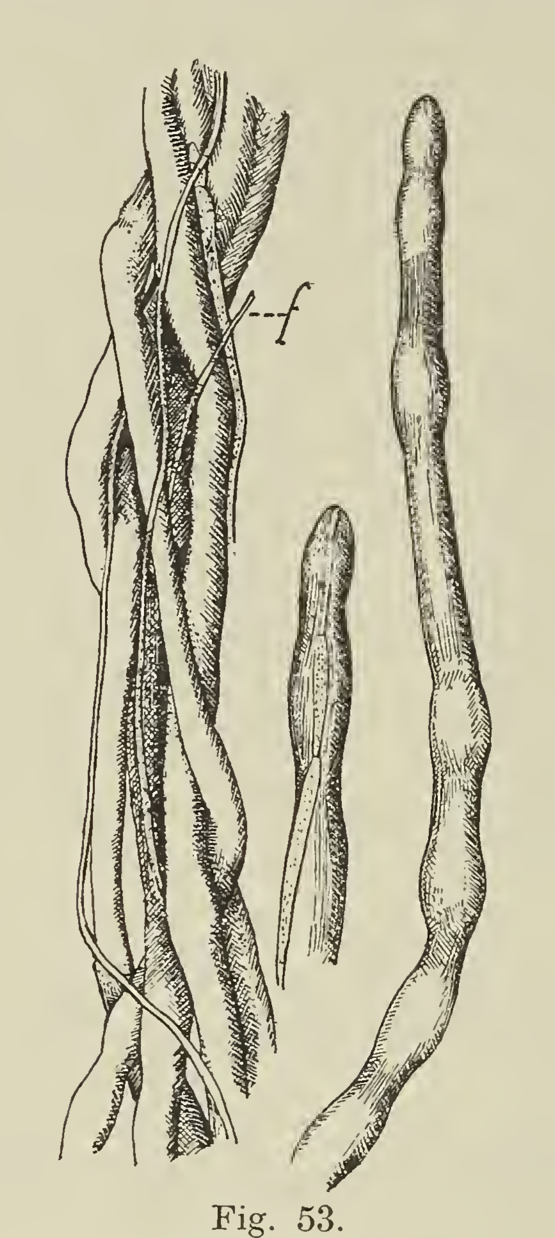


Fig. 53.
Fibres péricycliques de *Shepherdia canadensis* — f, fibrille; gr. 200.

Liber. Les éléments libériens ont la même disposition et subissent la même évolution que dans *H. rhamnoides*; leur structure a été étudiée dans le chapitre qui traite de la racine. Comparés aux éléments correspondants de l'*H. rhamnoides*, les tubes criblés de *Shepherdia canadensis* sont plus grands (diam. 10—12 μ; long. 250 μ); les cellules du parenchyme libérien ont des parois plus épaisses et présentent souvent des ponctuations réticulées (diam. des cellules: 20—30 μ).

Bois. Comme nous le savons, le bois primaire est réparti en 4 faisceaux régulièrement disposés dans la région périmédullaire. Les zones annuelles du bois secondaire sont beaucoup moins distinctes que dans *H. rhamnoides*, car les vaisseaux ouverts diminuent insensiblement de diamètre en passant du bois du printemps au bois de l'automne, mais sans que cette variation porte sur une réduction de plus de moitié du diamètre des grands vaisseaux. Les éléments de ce bois ont déjà été décrits (étude de la racine) et sont peu différents de ceux de l'*H. rhamnoides*: vaisseaux ouverts à large lumen; trachéo-fibres à parois épaisses, lisses ou striées intérieurement, à ponctuations aréolées parfois traversées par une fente inclinée et beaucoup plus longue que l'aréole; rayons médullaires, le plus souvent à une seule rangée de cellules à parois sclérifiées, à ponctuations simples, bourrées de

gros grains d'amidon dans le jeune bois et tannifères dans le bois dur (hauteur de 2 à 40 cellules); parenchyme ligneux peu important, surtout visible autour des plus grands vaisseaux, d'abord amylifère et se chargeant peu à peu de produits tanniques.

Rem. Nos observations sur les rayons médullaires ne concordent point avec celles de Houlbert (51). Dans l'estimable ouvrage de cet auteur sur le Bois des Apétales, on lit en effet: *Shepherdia canadensis*: ,,.... rayons médullaires assez larges, formés d'éléments rectangulaires comme dans *Elaeagnus orientalis*". A tous points de vue, la structure des *Shepherdia* nous a toujours paru beaucoup plus proche de celle des *Hippophae* que de celle des *Elaeagnus*.

Moelle. Même disposition dans la région centrale et dans la zone périmédullaire que chez *H. rhamnoides*, mais il n'existe pas d'aiguilles d'oxalate de calcium (diam. des cellules périmédullaires: 14—16 μ, des grandes cellules de la région centrale: 40—100 μ; longueur: 100—200 μ).

2° Tige de Shepherdia argentea.

En comparant cette espèce à la précédente et en n'exprimant que les caractères différentiels, nous avons: 1° la moelle est d'un blanc jaunâtre et non rougeâtre; 2° les vaisseaux ouverts manquent presque totalement dans le bois d'été, de sorte que le diamètre des grands vaisseaux du printemps diminue brusquement comme dans *Hippophae rhamnoides* (La grande ressemblance qui existe dans l'aspect de ces deux plantes se retrouve donc jusque dans leurs ,,plans ligneux"); 3° les rayons médullaires sont moins hauts: 2—10 cellules, au lieu de 2—40 (différence déjà présentée par les racines); 4° les fibres péricycliques et libériennes forment des zones concentriques beaucoup plus compactes et plus épaisses; 5° l'épiderme ne porte pas de poils ferrugineux, mais seulement des poils argentés; la cuticule est d'épaisseur très régulière.

3° Tige de Shepherdia rotundifolia.

En procédant comme pour *Sh. argentea*, nous avons les caractères particuliers suivants: 1° une section transversale intéressant la base d'un entrenœud (tige de 2 ans) montre une moelle étroitement elliptique, se prolongeant jusqu'à l'assise génératrice libéroligneuse par deux larges rayons médullaires diamétralement opposés, larges de 4 à 5 assises de cellules à contenu brun et situés dans le même plan que les deux bourgeons du nœud inférieur; le bois paraît donc divisé en 2 croissants correspondant aux feuilles du nœud supérieur. La moelle est brunâtre, présente une grande lacune vers le centre et quelques cellules scléreuses sur le bord interne des deux croissants ligneux. Vers le milieu de l'entrenœud et jusqu'à sa partie supérieure, la région médullaire (coupe transversale) est elliptique, formée de cellules scléreuses tannifères, sauf dans sa région centrale où il existe une lacune bordée de quelques cellules à parois minces; cette lacune disparaît au

niveau de l'insertion des feuilles; 2⁰ les grands vaisseaux diminuent progressivement de diamètre, du bois du printemps au bois de l'automne, comme dans *Sh. canadensis*: larg. 20—50 μ, long. 250 μ; 3⁰ les rayons médullaires unisériés, hauts de 5 à 25 cellules (200—1200 μ), paraissent souvent curvilignes (coupe transversale). L'écorce et le liber sont très collenchymateux (adaptation à la sécheresse); 5⁰ les fibres péricycliques et libériennes sont rares, isolées ou réunies par 2 et ne forment pas d'anneaux sclérenchymateux distincts; 6⁰ le phelloderme, de formation tardive, est réduit à 0 ou 1 assise cellulaire; le liège, très épais en certains points, manque ou n'est représenté que par un petit nombre d'assises en d'autres endroits; cette disposition, visible aussi bien sur les coupes longitudinales que transversales, montre que l'assise génératrice subéro-phellodermique fonctionne d'une façon très irrégulière; 7⁰ l'épiderme, recouvert par une cuticule très épaisse, est en outre protégé par de nombreux poils fasciculés longuement pédicellés.

Résumé.

Le tableau suivant résume notre étude sur la structure anatomique de la tige des *Shepherdia*.

Anatomie comparée de la tige appliquée à la division du genre *Shepherdia*.

Genre **Shepherdia:** 4 faisceaux de bois primaire disposés en croix (feuilles opposées); périderme d'origine sous-épidermique; rhytidome peu important; vaisseaux ouverts présentant à leur intérieur des stries saillantes, peu inclinées sur leur axe longitudinal et parfois des ponctuations aréolées dont la fente très étroite est plus longue que l'aréole; moelle dépourvue de cristaux.

1. Tige recouverte d'un épais tomentum formé de poils fasciculés longuement pédonculés; moelle rougeâtre à section transversale très elliptique, scléreuse à la périphérie, occupée dans sa région centrale par une grande lacune; rayons médullaires souvent curvilignes (coupe transversale); liber très collenchymateux; fibres libériennes en petit nombre, isolées ou réunies par 2 ou 3 et non groupées en anneaux scléreux bien distincts. *Sh. rotundifolia* Parry.

2. Tige recouverte de poils écailleux, ferrugineux ou argentés et faiblement pédonculés; moelle à section transversale arrondie ou ovale, peu scléreuse à la périphérie, non occupée par une lacune dans sa région centrale; rayons médullaires rectilignes; tubes criblés à parois peu épaisses; fibres péricycliques et libériennes réunies en gros îlots compacts dessinant des anneaux bien distincts sur la coupe transversale (3).

3. a) Moelle jaunâtre; poils argentés; vaisseaux du printemps formant une zone très distincte du reste du bois de l'année; rayons médullaires hauts de 2—10 cellules; épines nombreuses. *Sh. argentea* Nutt.

b) Moelle rouge brun; poils ferrugineux; vaisseaux du printemps diminuant progressivement de diamètre et ne formant pas une zone très distincte du reste du bois de l'année; rayons médullaires hauts de 2—40 cellules; pas d'épines. *Sh. canadensis* Nutt.

C. Genre Elaeagnus.

Les genres *Shepherdia* et *Hippophae* ne comprenant qu'un petit nombre d'espèces, il nous a été facile de faire leur étude générale en même temps que celle d'un type convenablement choisi pour chacun d'eux, mais ce mode d'exposition serait difficilement applicable au genre *Elaeagnus*, beaucoup plus vaste que les précédents; aussi passerons-nous successivement en revue les principales régions anatomiques de la tige, en signalant les variations de structure offertes par chacune d'elles au sein du genre, de façon à pouvoir discuter la valeur taxinomique des caractères fournis par les différents tissus et rechercher ultérieurement les affinités du genre et de ses espèces.

Epiderme. Nous savons déjà que ce sont les cellules de l'épiderme qui donnent naissance à l'assise génératrice péridermique. Vues de face, ces cellules sont des polygones rectilignes de 4—6 côtés, sensiblement isodiamétriques ou allongés parallèlement à l'axe de la tige; en section transversale, elles sont tabulaires, d'une hauteur généralement comprise entre 8 et 12 μ, mais pouvant être beaucoup plus grande comme il arrive chez quelques espèces des régions tropicales (protection contre la chaleur?): *E. tonkinensis*, *E. Thwaitesii* (20 μ), *E. conferta* ssp. *Balansae* (32 μ), etc. (épaisseur des parois non comprise). La cuticule qui recouvre les cellules épidermiques est lisse et particulièrement épaisse chez les espèces xérophiles: *E. Henryi*, *E. kologa*, *E. Gaudichaudiana* (18—36 μ); pour des conditions de végétation moyennes, son épaisseur est habituellement comprise entre 3 et 7 μ. Contre la cuticule est appliquée intérieurement une membrane cellulosique de même nature que les autres parois de la cellule, et il n'existe pas de couches cuticulaires. Les cellules épidermiques proprement dites ont un contenu clair quand elles sont jeunes et ne renferment jamais de cristaux d'oxalate de calcium. Elles entrent en régression dès la formation des premières assises du liège et leur contenu se colore peu à peu en jaune clair ou en brun plus ou moins foncé par l'accumulation de principes tannoïdes.

Il existe des stomates sur les tiges de tous les *Elaeagnus*; ils sont orientés en tous sens et légèrement exserts; quant à leur structure, elle nous est déjà connue (cf. Struct. primaire de la tige).

Les poils qui recouvrent l'épiderme sont organisés comme ceux des feuilles et nous les étudierons avec ces derniers organes; cependant, nous pouvons déjà faire remarquer qu'ils sont particulièrement grands, discoïdes et robustes. Très abondants sur les jeunes tiges et les bourgeons, ils leur donnent des colorations diverses très caractéristiques, variant entre le blanc argenté, le jaune, le brun et le rouge cuivreux. Ils entrent en régression généralement vers la fin de la 1ère année (cutinisation des membranes du pédoncule); ils se décolorent plus ou moins en prenant une teinte grisâtre et finissent par se détacher, laissant leurs pédoncules en place.

Leur forme en certains cas caractérise nettement l'espèce, ex: poils fasciculés longuement pédonculés, en forme de palmiers, de *E. Grijsii*; mais elle est souvent si variable qu'il est prudent de ne jamais employer seules les données qu'elle peut fournir. Ainsi, par de nombreuses observations sur *E. hortensis*, nous nous sommes assuré que l'aspect tomenteux des tiges, résultant de l'abondance des poils fasciculés, pouvait être provoqué par la richesse de la nutrition (tomentosisme des plantes jeunes, disparaissant ensuite avec l'âge; formation de rameaux adventifs, tomenteux, après l'élagage des grosses branches), et c'est pourquoi, dans notre étude sur la systématique des Eléagnacées (Première partie), nous avons réuni certaines espèces dont les seules différences essentielles semblaient résider dans la présence ou l'absence de poils fasciculés sur les tiges, ex: *E. angustifolia* L. et *E. orientalis* L.; *E. multiflora* Thbg. et *E. Yoshinoi* Mak., etc.

Périderme. Comme nous le savons, l'assise génératrice du périderme (fig. 54, II) est d'origine épidermique; cependant, au-dessous des stomates et des poils, elle est forcément d'origine sous-épidermique car les cellules stomatiques et le disque du

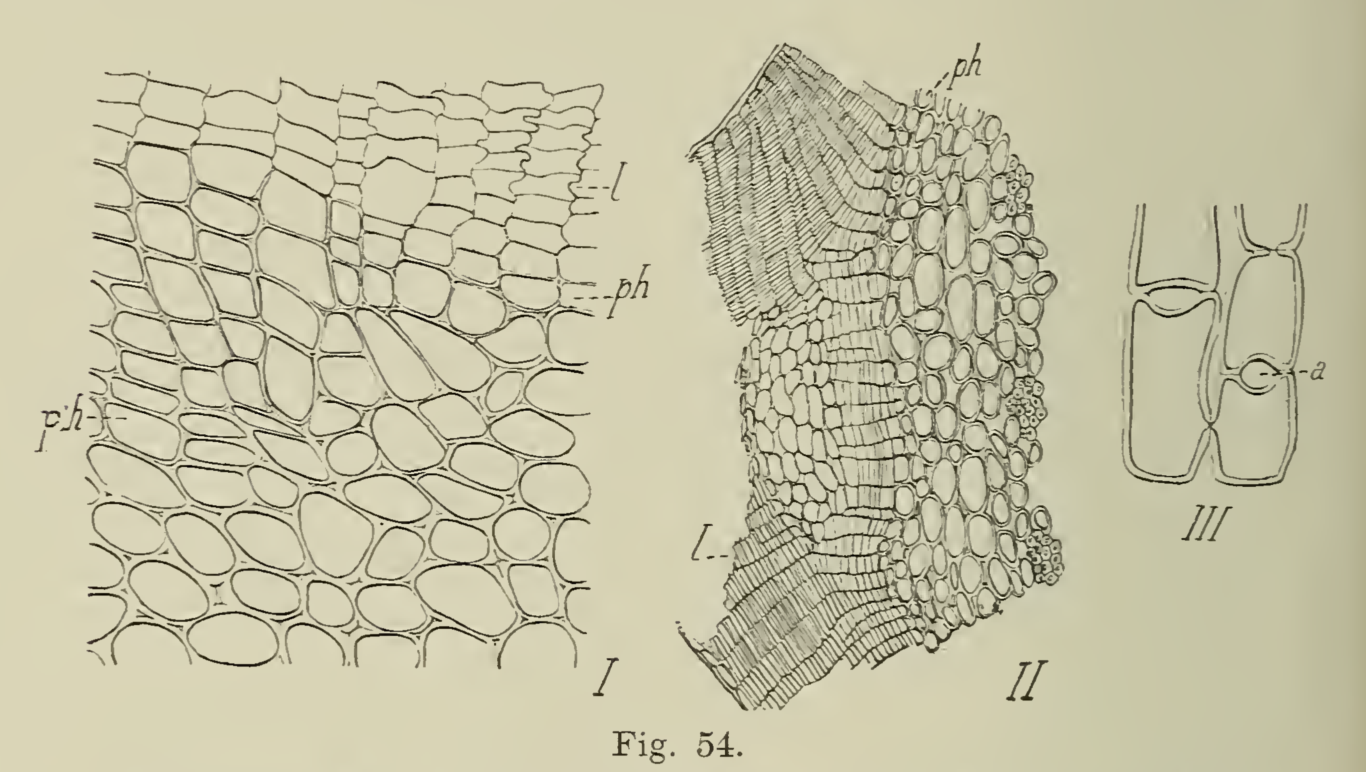


Fig. 54.

I, Formation inégale du phelloderme (*Elaeagnus arborea*); gr. 200. II, Lenticelle de l'*Elaeagnus pungens*; gr. 60. III, Coupe tangentielle dans la région périphérique de l'écorce de l'*E. pungens* et montrant la formation de méats canaliformes (a) dirigés radialement; gr. 200. (Lettres comme précédemment.)

poil, issus de l'épiderme, ne peuvent prendre part à sa formation. Cette règle est très constante et ne comporte qu'une seule exception rencontrée chez *E. Gussoni*: l'assise génératrice, d'origine épidermique en certains points, s'enfonce ailleurs dans l'écorce, de sorte qu'elle est à la fois d'origine épidermique et corticale (fig. 55).

L'assise génératrice du périderme se développe beaucoup plus tard chez les *Elaeagnus* que chez les *Hippophae* et les *Shepherdia*. Elle apparaît vers la fin de la 1ère année chez *E. argentea* et *E. conferta*, et au bout de deux ans dans la plupart des espèces; cependant, nous avons examiné une tige de 3 ans de l'*E. Grijsii* dans laquelle elle n'était pas encore formée. Son développement

peut se faire simultanément tout autour de la branche; mais, assez souvent, il commence du côté le plus exposé à la lumière. Dans certaines espèces, son fonctionnement est très inégal; ainsi, le liège peut compter deux ou trois assises en certains points et une quinzaine ailleurs, comme on le constate par des coupes orientées en tous sens. La même remarque (fig. 54, I) peut être appliquée au phelloderme (*E. arborea*).

Le phelloderme n'est jamais considérable, même dans les tiges âgées; voici quelques chiffres donnant le nombre de ses assises pou rdes tiges de trois ans: *E. argentea* et *E. hortensis*: 1—2; *E. macrophylla*: 0—1; *E. pungens*: 3—4. Les cellules phellodermiques ont des parois épaisses et collenchymateuses, contiennent de la chlorophylle et se confondent de bonne heure, du côté interne, avec les cellules corticales.

Le liège (fig. 54, II) est formé d'éléments disposés en séries radiales, au nombre de 10—30 par série (tiges de 3 ans); vues sur une section tangentielle, les cellules du liège sont polygonales (4—6 côtés), isodiamétriques, non allongées suivant l'axe longitudinal de la tige; en section transversale, elles sont généralement tabulaires, cependant elles peuvent être aussi hautes que larges (*E. difficilis*). Leurs parois sont d'épaisseur variable et toujours subérifiées; quand elles sont très minces, les cellules s'aplatissent facilement sous l'action des poussées internes et forment sous l'épiderme, sans en déterminer la rupture avant plusieurs années, une couche lamelleuse, de sorte que la surface des tiges demeure longuement lisse (*E. hortensis*); mais, quand ces parois sont rigides, elles résistent à l'écrasement et l'épiderme, promptement crevassé, donne aux tiges un aspect rugueux à partir de la deuxième ou de la troisième année. Les cellules du liège les plus jeunes ont un contenu clair; en vieillissant elles se chargent de substances tannoïdes qui leur donnent, soit une couleur noirâtre (*E. conferta* ssp. *rigida*), soit le plus souvent une teinte brune plus ou moins foncée.

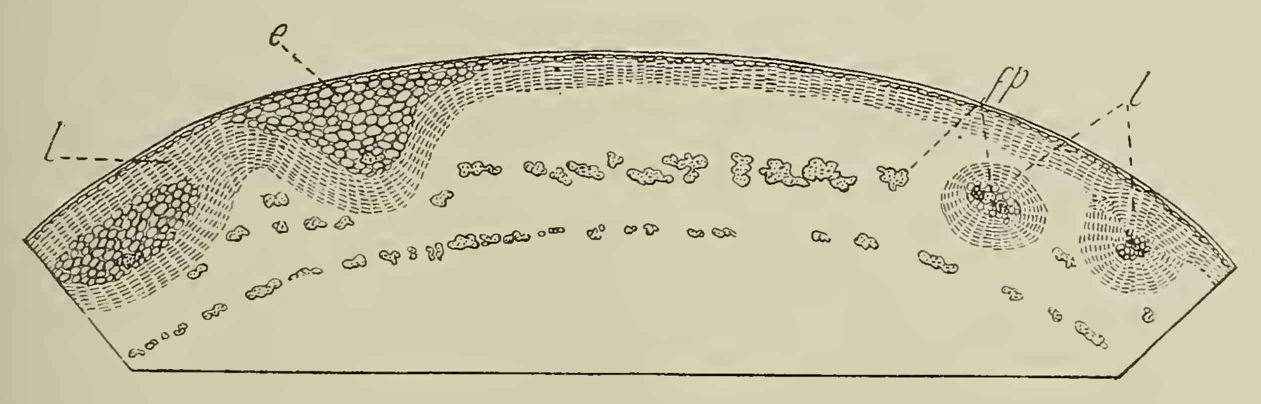


Fig. 55.

Formations péridermiques chez *Elaeagnus Gussoni* — l, liège péridermique; e, écorce; fp, fibres péricycliques; gr. 40 (schéma).

Généralement, l'assise génératrice du périderme reste en place; toutefois, dans 2 espèces (*E. Gussoni* et *E. Davidi*), elle cesse de fonctionner au bout d'une année suivant certaines plages et se reforme plus profondément d'une façon partielle en se raccordant aux parties demeurées actives, et ainsi de suite pendant les années qui suivent, de sorte qu'il se forme à la surface de la tige un rhyti-

dome (fig. 55) composé de tissus morts provenant du périderme, de l'écorce, du péricycle et même du liber secondaire. Cette formation hâtive d'un rhytidome dans les deux espèces que nous venons de signaler constitue évidemment un caractère taxinomique des plus importants.

Ecorce. En section transversale, le parenchyme cortical (écorce proprement dite et phelloderme) est épais de 5 à 15 assises de cellules; certaines espèces sont remarquables par le faible développement de leur écorce; ainsi, il n'y a que 5 à 8 rangées de cellules dans *E. Grijsii*, *E. Gaudichaudiana*, *E. triflora*, *E. indica*, etc., tandis qu'on en compte de 12 à 16 chez *E. Henryi*, *E. pungens*, *E. Thwaitesii*; le nombre le plus fréquent est voisin de 10 comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* (tiges de 3 ans). L'épaisseur de l'écorce varie très peu avec l'âge à cause du faible développement du phelloderme et des nombreux cloisonnements radiaux mais non tangentiels qui se produisent dans les cellules qui la composent. Cette épaisseur n'est généralement pas égale sur tout le pourtour de la tige; dans nos régions (Savoie), il y a un maximum qui correspond à l'orientation Sud, c'est-à-dire au minimum d'épaisseur des zones annuelles du bois. Un sol humide, une nourriture abondante, les soins culturaux favorisent aussi le développement de l'écorce, de sorte que les caractères taxinomiques tirés du nombre des assises des cellules corticales nous paraissent des plus incertains.

En section transversale, les cellules de l'écorce sont elliptiques, allongées tangentiellement, et d'autant plus grosses et à parois moins épaisses qu'elles sont plus proches du cylindre central; en section longitudinale, elles paraissent allongées parallèlement à l'axe de la tige. Leurs parois sont plus ou moins collenchymateuses, et le collenchyme est généralement du type arrondi, mais il peut aussi être anguleux (*E. ferruginea*). Les plantes les plus xérophiles sont aussi celles dont le collenchyme est le plus développé, et nous avons constaté que les caractères tirés de l'épaisseur du collenchyme pouvaient tout au plus être employés à la distinction des sous-espèces (voir division de l'*E. kologa* et de l'*E. umbellata*). Les cellules situées à la périphérie de l'écorce se creusent souvent sur le côté pour former de courts canalicules aérifères (fig. 54); elles contiennent de nombreux grains de chlorophylle et d'amidon, tandis que celles qui occupent la partie la plus interne en renferment beaucoup moins.

Les réserves amylacées sont plus abondantes en été qu'aux autres époques de l'année et elles n'existent qu'en très petite quantité dans l'écorce des tiges âgées, fait que nous avons déjà constaté dans le genre *Hippophae*; ajoutons aussi qu'elles sont toujours moins importantes dans l'écorce que dans le liber.

L'oxalate de calcium est assez rare; nous ne l'avons rencontré que dans 10 espèces: *E. kologa*, *E. Thwaitesii*, *E. triflora*, *E. viridis*, *E. difficilis*, *E. Zollingeri*, *E. pungens*, *E. conferta*, *E. indica* et *E. Thunbergii*, mais il n'est abondant que dans ces deux dernières espèces. Il est, soit sous la forme de courtes aiguilles prismatiques

ou doublement aiguës (cas le plus fréquent), soit sous celle de sable (*E. indica*), soit encore en tablettes rectangulaires épaisses au milieu et amincies à leurs extrémités (*E. conferta* ssp. *Balansae*). Il n'est pas localisé dans des cellules cristalligènes différenciées; il est donc diffus suivant l'expression de Borodine (14); toutefois, il est plus abondant dans la zone corticale externe que dans la zone interne, c'est-à-dire là où la fonction chlorophyllienne a le plus d'activité; ultérieurement nous donnerons une explication de cette répartition. S'il manque souvent dans l'ensemble des formes d'une même espèce (*E. umbellata*), il peut aussi n'être présent que chez quelques-unes, comme nous l'avons constaté maintes fois: ainsi, il existe des aiguilles d'oxalate de calcium dans *E. triflora* ssp. *tetragonia*, mais elles manquent dans *E. triflora* ssp. *rigida*, etc.; d'autre part, les cristaux d'oxalate de calcium que nous avons signalés dans l'écorce de l'épicotyle de la plantule de l'*E. multiflora* ne se retrouvent plus dans la tige adulte. En raison de ces faits, nous estimons que les caractères tirés de la présence ou de l'absence des cristaux ne doivent être employés en taxinomie qu'avec une grande circonspection, et nous leur préférons ceux que l'on déduit de la forme de ces cristaux.

Le tannin est localisé çà et là dans quelques cellules, généralement plus grandes que les cellules voisines, isolées ou groupées en petits amas allongés parallèlement à l'axe de la tige. Dans les matériaux d'herbiers, les substances tanniques ont une teinte roussâtre ou parfois noirâtre comme dans *E. rotundifolia* ou *E. Thwaitesii*, et sont contenues dans des vésicules occupant souvent en entier la cavité cellulaire.

Des lenticelles (fig. 54, II) se forment dans l'écorce au-dessous des stomates, dès la deuxième année et d'après le mode si souvent décrit chez le Sureau.

Péricycle. Les différents éléments qui peuvent composer le péricycle (fig. 57) sont des fibres, des cellules scléreuses et des cellules parenchymateuses.

Les fibres péricycliques se développent au cours de la première année et sont beaucoup plus abondantes dans la tige que dans la racine. Sur une section transversale, elles sont réparties en îlots plus ou moins importants, d'autant plus rapprochés les uns des autres que la tige est plus jeune, car l'anneau péricyclique se rompt de bonne heure sous l'action du développement des tissus internes, et ses fragments se trouvent séparés par des cellules de l'écorce ou du liber (fig. 56, II). Dans certaines espèces où le péricycle ne comprend que quelques petits îlots de 3 à 10 fibres: *E. macrophylla*, *E. rostrata*, *E. ovata*, *E. viridis*, on remarque aussi un grand nombre de fibres isolées. Les îlots fibreux ont généralement la forme de bandes allongées tangentiellement, plus ou moins découpées sur leurs bords et épaisses de 5 à 6 fibres, dont les plus grosses sont contiguës à l'écorce; cependant, dans *E. glabra*, *E. arborea*, ces îlots sont étroits et allongés suivant le rayon. En comparant l'épaisseur de l'anneau fibreux péricyclique à celle de l'écorce, on trouve des rapports

très différents, soit: $^1/_5$ chez *E. Davidi, E. Maximowiczii, E. viridis, E. rostrata*; $^1/_2$ chez *E. caudata, E. tonkinensis, E. Grijsii, E. pungens*, etc.; $^2/_3$ chez *E. arborea, E. Bockii*, etc. et $^1/_1$ pour *E. glabra* et *E. Griffithii*.

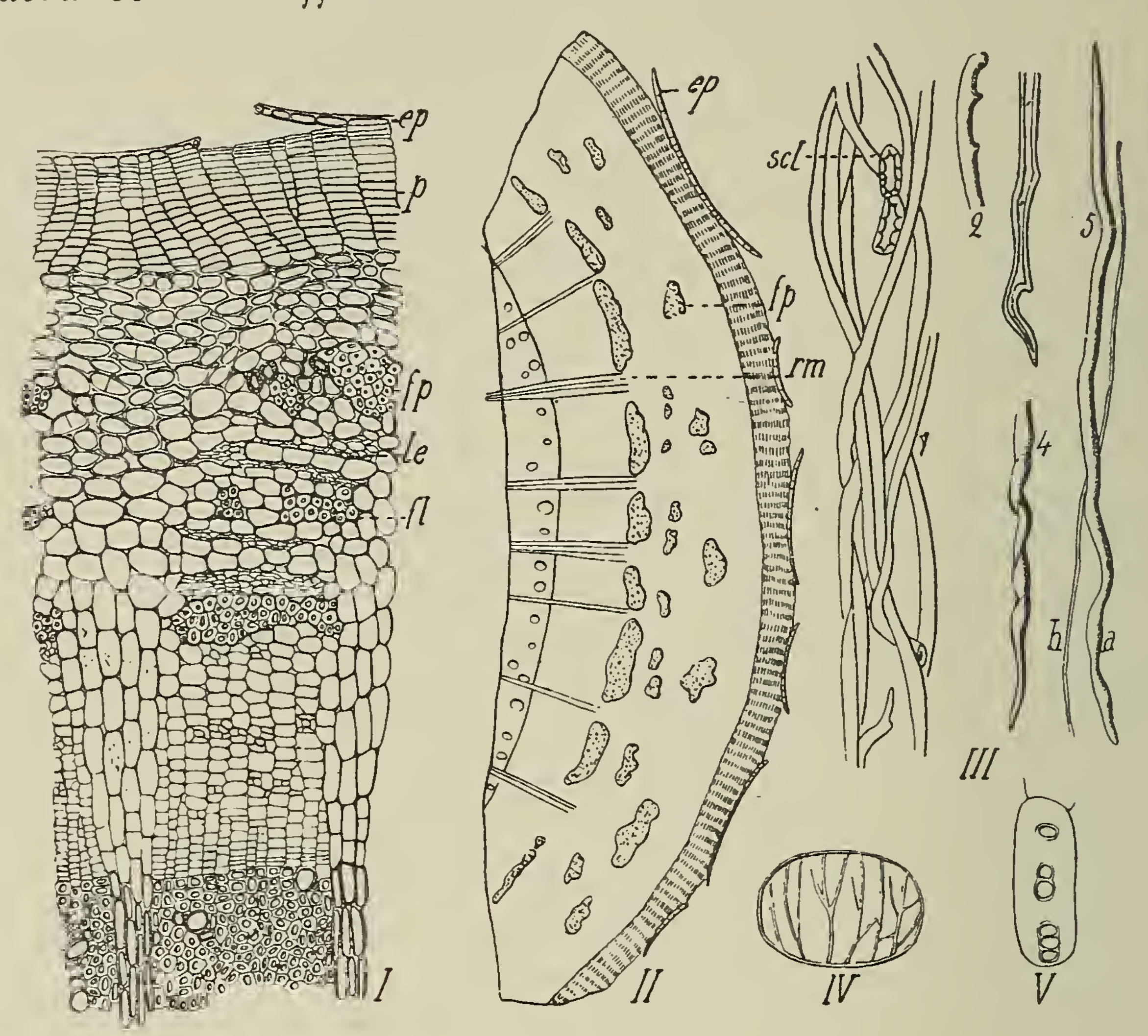


Fig. 56.

Tige de l'*Elaeagnus pungens* ssp. *Simoni* (3 ans) — I et II, coupes transversales de l'écorce et du liber aux grossissements 80 et 20; III, fibres de la région péricyclique et du liber; b, fibrille; gr. 80; IV, cellules demi-collenchymateuses à épaississements réticulés de la région péricyclique; V, cellule tannifère de la même région.

Ces rapports peuvent-ils être utilisés en taxinomie? Nous estimons qu'il n'est pas possible de leur accorder une grande importance, car la sclérification du péricycle est essentiellement soumise à l'influence du milieu; ainsi, en faisant une étude comparative des tiges d'un *E. pungens* cultivé dans un sol graveleux et sec de la plaine de Thonon (Hte. Savoie) et de celles d'un arbuste de la même espèce croissant dans un terrain frais au bord du lac Léman, nous avons constaté que les premières étaient pourvues d'un sclérenchyme notablement plus épais; d'autre part, un échantillon de l'*E. triflora* ssp. *tetragonia*, provenant du Jardin de Buitenzorg (Java), avait un anneau fibreux péricyclique d'une épaisseur presque moitié moindre que celui d'un spécimen de l'*E. triflora* ssp. *rigida*, grandi sur le plateau de Tobah (Java). Les fibres péricycliques des *Elaeagnus* ont la même forme que celles de l'*Hippophae rhamnoides*, mais leurs dimensions peuvent être assez différentes. Les plus grosses fibres, d'un diamètre de 30 à 40 μ, se rencontrent dans *E. triflora, E. latifolia, E. ferruginea*; les plus petites, d'un diamètre de 5 à 12 μ, dans *E. glabra*; elles ont en moyenne de 10 à 20 μ. La lignification des fibres

augmente avec l'âge et s'effectue plus ou moins rapidement d'une façon centripète. Elle est très tardive et incomplète chez *E. argentea*; aussi les tiges de cet arbuste sont-elles beaucoup plus flexibles que celles des autres *Elaeagnus*.

Au voisinage des îlots fibreux, le plus souvent entre eux et sur leur face externe, on remarque dans bon nombre d'espèces des cellules scléreuses (fig. 57) à parois plus ou moins épaisses et généralement cellulosiques, à ponctuations simples et canaliculées, évidées ou remplies d'une matière brune, tannique (*E. indica*), et contenant parfois quelques aiguilles d'oxalate de calcium (*E. Schlechtendalii*). Ces cellules nous ont paru manquer dans *E. Zollingeri*, *E. latifolia*, *E. triflora*, *E. Gaudichaudiana*, *E. viridis*, *E. ovata*, *E. glabra*, *E. caudata*, *E. Davidi*, *E. Gussoni*, *E. Maximowiczii*, *E. rostrata*, *E. macrophylla*; cependant, faute d'expériences appropriées et d'un plus grand nombre d'obser-

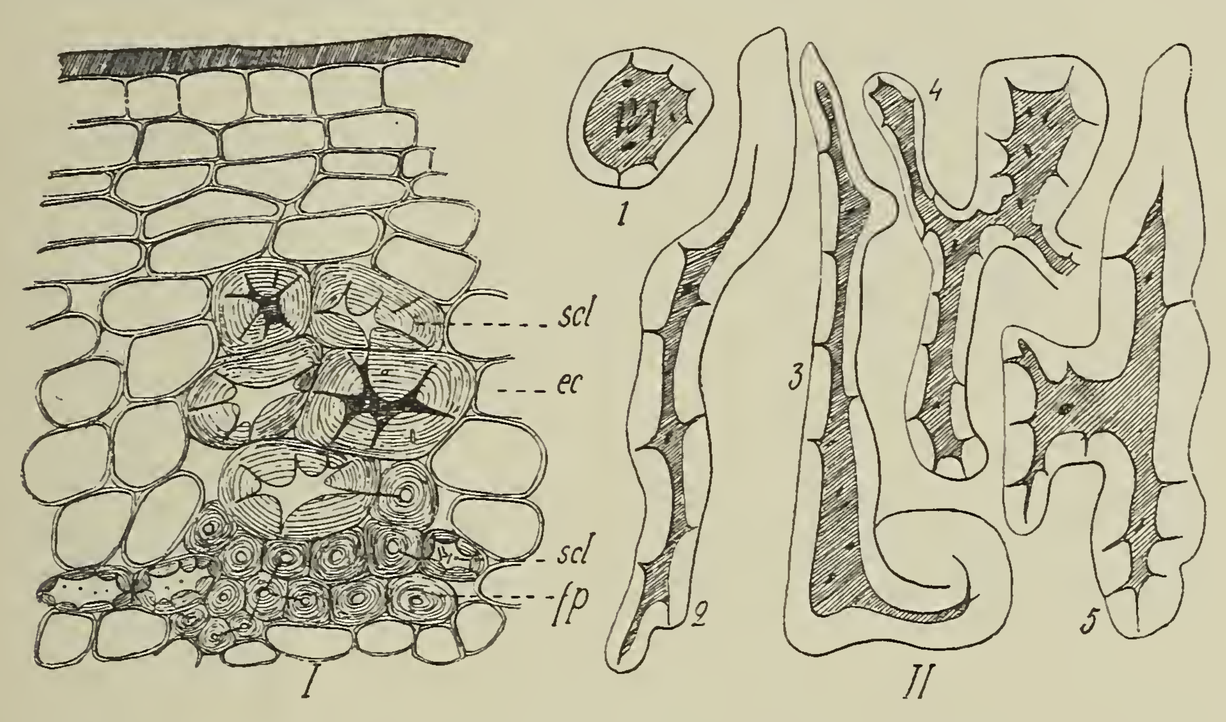


Fig. 57.

Pénétration réciproque du péricycle et de l'écorce proprement dite — I, écorce de la tige de l'*Elaeagnus Bockii*; les cellules scléreuses (scl) du péricycle se sont avancées dans l'écorce; gr. 180; II, différentes formes de cellules scléreuses de la région péricyclique; 1, cellule avec aiguilles d'oxalate de calcium de l'*E. Schlechtendalii*; 3—6, scléréides de l'*E. hortensis* ssp. *angustifolia*.

vations, nous ne conclurons pas à leur absence permanente, car, dans certaines espèces elles peuvent apparaître ou disparaître suivant la composition du milieu souterrain. Ainsi: 1° un spécimen de l'*E. multiflora* provenant de l'arboretum de Mr. de Vilmorin, à Les Barres avait des sclérites, un autre provenant du Parc de la Tête d'Or, à Lyon, en était dépourvu; 2° les cellules scléreuses manquent généralement dans les nombreuses formes de l'*E. umbellata*; cependant nous en avons trouvé quelques-unes dans la sous-espèce *E. umbellata* ssp. *globosa*; une semblable remarque pourrait être faite pour *E. conferta*.

Par contre, la présence de sclérites semble d'une fixité absolue dans quelques espèces très xérophiles (*E. kologa*). Il n'est donc pas possible, à moins de soumettre chaque espèce d'*Elaeagnus* à des expériences culturales en différents milieux, de déduire des caractères spécifiques certains de la présence ou de l'absence

de cellules scléreuses dans le péricycle; cependant, en tenant compte de leurs dimensions, de leur situation et en certains cas de leur forme, on peut obtenir des indications très utiles en taxinomie. Ainsi, les cellules scléreuses de l'*E. Griffithii* et de l'*E. Bockii* (fig. 57, I) sont remarquables par leurs grandes dimensions (50—200 μ) et par leur situation, car elles s'avancent jusqu'au milieu de l'écorce, région à laquelle elles semblent appartenir de prime abord. Dans *E. Thwaitesii*, ces cellules sont un peu ramifiées, mais les formes rameuses les plus remarquables (fig. 57, II) se rencontrent dans *E. hortensis* ssp. *angustifolia*, où elles sont mélangées aux formes arrondies.

Les cellules à parois minces de la région péricyclique ne sont pas très distinctes de celles de l'écorce et du parenchyme libérien. Certaines d'entre elles portent parfois sur leurs membranes des épaississements collenchymateux réticulés qui leur donnent un aspect très particulier; d'autres sont tannifères, allongées parallèlement à l'axe longitudinal et présentent la même structure que les éléments semblables de l'*Hippophae rhamnoides*.

Liber. Le liber des *Elaeagnus* (fig. 58) est composé comme celui des *Hippophae* de bandes tangentielles alternantes de parenchyme libérien, de tissu criblé et de fibres coupées radialement par des rayons médullaires. Les éléments sont disposés en séries radiales très nettes dans le jeune liber; ils perdent cette homogénéité dans les couches extérieures, lesquelles sont aussi les plus âgées.

Le tissu criblé, sur une section transversale, forme de petits îlots allongés tangentiellement, allant habituellement d'un rayon médullaire à l'autre; cependant ils peuvent être beaucoup moins étendus (*E. hortensis* ssp. *orientalis*, *E. viridis*, etc.).

Les éléments de ce tissu ont la même structure que dans la racine; toutefois, ils sont plus nombreux et d'un diamètre moins large: longueur, 90—120 μ; diamètre, 15—20 μ. Les cribles transversaux ou latéraux sont très distincts, d'un aspect réticulé et se recouvrent vers la fin de leur période active, d'une durée de 6 mois à un an, de gros bourrelets de callose disparaissant ensuite par écrasement comme le reste du tube criblé.

Les fibres libériennes ne naissent pas directement d'une cellule cambiale, mais seulement après un certain nombre de cloisonnements de cette cellule (fig. 58, I). Elles se forment généralement vers la fin de l'été et deviennent de moins en moins nombreuses à mesure que la plante vieillit. Sur une section transversale, elles forment des bandes tangentielles plus ou moins compactes, parfois composées de fibres éparpillées et dessinant des anneaux scléreux dont le nombre, y compris l'anneau péricyclique, est égal ou inférieur à celui des années de la tige et dont l'importance diminue rapidement à mesure que l'on se rapproche du centre. Les fibres libériennes sont moins grosses que celles de la région péricyclique: leur diamètre est environ deux fois plus petit, mais leur longueur est sensiblement la même, 1—1,5 mm; comme celles-ci elles sont fusoïdes, tortueuses, entrelacées et souvent noueuses à leur extrémité.

Quand il existe des cellules scléreuses *(scl)* autour des îlots fibreux péricycliques, il s'en trouve aussi généralement auprès des îlots fibreux libériens; ces cellules sont de même forme dans les deux régions considérées et donnent lieu aux mêmes remarques.

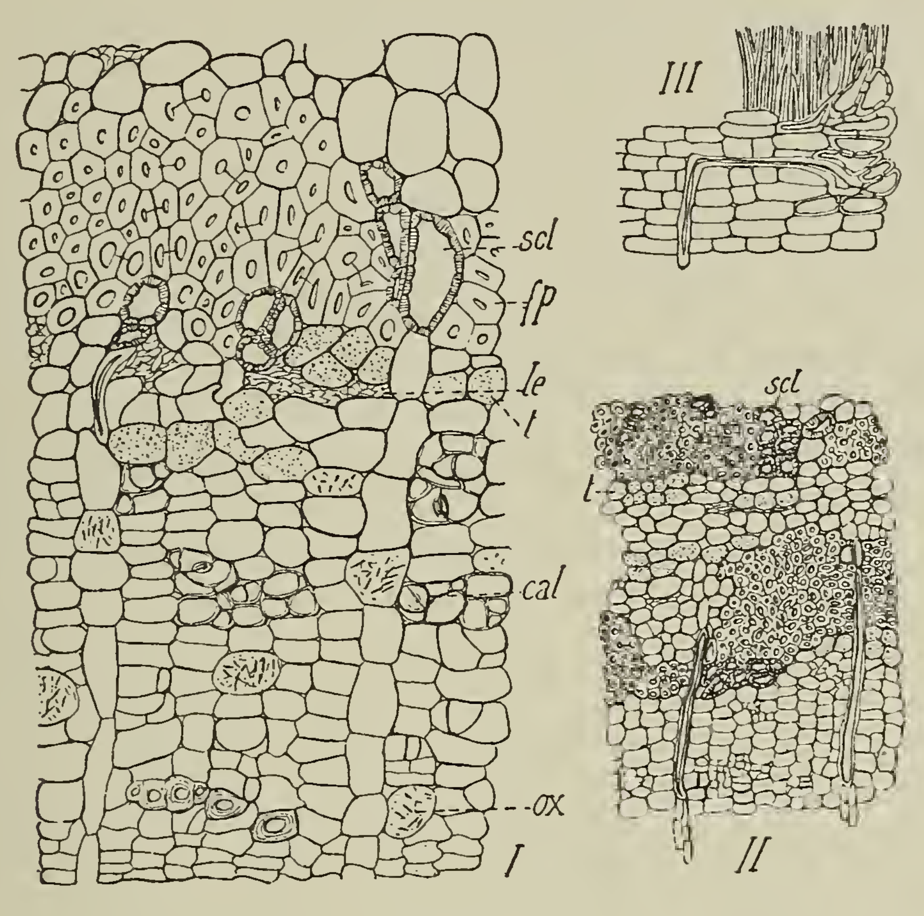


Fig. 58.

Ecorce et liber des *Elaeagnus* — I, coupe transversa lede la tige de l'*E. hortensis* ssp. *angustifolia* (3 ans); gr. 180; II, de la tige de l'*E. pungens* ssp. *Simoni;* gr. 80; III, section radiale d'un rayon médullaire de l'*E. pungens* ssp. *reflexa,* dans le voisinage d'un cordon fibreux; gr. 80 — scl, cellules scléreuses; fp, fibres péricycliques; le, liber écrasé; t, cellules à tannin; cal, bouchons de callose; ox, aiguilles d'oxalate de calcium.

Les cellules du parenchyme libérien forment des bandes tangentielles, épaisses de 2 à 4 assises de cellules; en section transversale, elles sont sensiblement isodiamétriques, mais elles paraissent allongées sur une section longitudinale; leurs parois s'épaississent peu à peu à mesure qu'elles vieillissent et présentent de larges ponctuations simples, parfois réticulées et surtout fréquentes sur les parois radiales. Elles contiennent des grains d'amidon arrondis et très petits et, lorsque la tige est très jeune, un peu de chlorophylle.

Certaines d'entre elles peuvent se différencier: 1° en tannifères (fig. 58, I, t); elles sont alors très allongées et articulées les unes avec les autres comme les tannifères du péricycle. On peut aussi trouver beaucoup de tannin dans les cellules non différenciées du parenchyme libérien, lequel se trouve ainsi indiqué par des bandes brunes quand on utilise des matériaux d'herbiers; 2° en cellules cristalligènes. Lorsqu'il existe de l'oxalate de calcium dans l'écorce, il s'en trouve toujours aussi dans le parenchyme libérien sous la forme de sable ou de courtes aiguilles. Il est généralement à l'état diffus; cependant, chez *E. hortensis,* il est localisé au voisinage du cambium (fig. 58, ox)

dans des cellules qui se font remarquer par leur grosseur et la transparence de leur contenu. Ces cellules sont écrasées simultanément avec les vieux tubes criblés du liber et leurs aiguilles cristallines semblent disparaître peu à peu.

Bois. Le bois secondaire forme des zones circulaires annuelles plus ou moins distinctes, composées de vaisseaux ouverts, de vaisseaux fermés et de parenchyme ligneux, et coupées par des rayons médullaires larges de 1 à 4 rangées de cellules.

Les vaisseaux ouverts à large lumen sont distribués de façon à donner trois aspects typiques au „plan ligneux“, pour employer l'expression de Houlbert (51). Dans un premier groupe d'espèces (fig. 59, II): *E. pungens, E. lanceolata, E. glabra,* etc. (voir le tableau récapitulatif ci-après), les vaisseaux sont disséminés dans l'épaisseur des formations annuelles, peu distinctes les unes des autres, et les plus grands d'entre eux correspondent souvent à la fin de l'été. Dans un deuxième groupe (fig. 59, I), les vaisseaux du bois du printemps sont disposés en

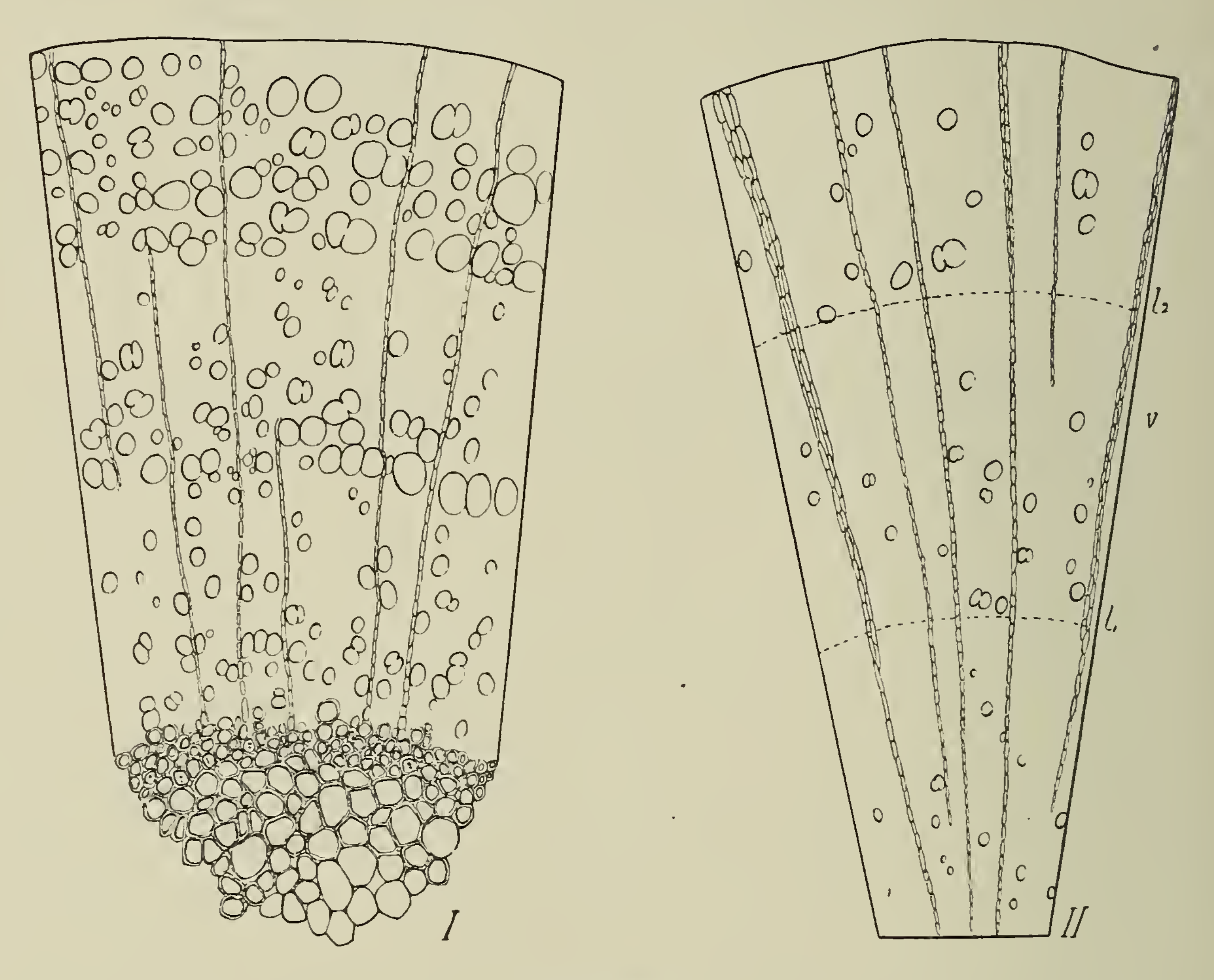


Fig. 59.

Bois des *Elaeagnus* — I, coupe transversale de la tige de l'*E. umbellata* (3 ans); gr. 40; II, de la tige de l'*E. glabra* (3 ans); gr. 60.

plusieurs assises concentriques très nettes, de sorte que les zones annuelles du bois sont fort distinctes et que le diamètre des vaisseaux diminue progressivement du bois du printemps au bois de l'automne. Enfin, dans une seule espèce, *E. Thunbergii,* les grands vaisseaux du bois du printemps ne forment pas d'anneaux complets et dessinent des arcs de circonférence qui s'étendent sur un quart de circonférence environ.

Ces dispositions sont intimement liées aux différents modes de végétation des *Elaeagnus*: en effet, le premier groupe (zones annuelles peu distinctes) est presque entièrement composé d'espèces à feuilles persistantes, tandis que le second (zones annuelles bien marquées) comprend la plupart des espèces à feuilles caduques. Ces relations paraissant s'expliquer d'elles-mêmes, nous n'insisterons pas davantage sur ce point.

Les grands vaisseaux du bois (vaisseaux ouverts) ont la même structure générale que dans la racine, toutefois ils sont d'un diamètre plus petit et plus nettement striés à l'intérieur. Nous avons mesuré un grand nombre des éléments de ces vaisseaux (hydrocytes): les plus larges se trouvent dans les espèces à feuilles caduques; ceux de l'*E. argentea* atteignent un diamètre de 70—80 μ; ceux de l'*E. hortensis* ont parfois de 100 à 120 μ; les plus étroits se rencontrent dans les espèces xérophiles à feuilles persistantes: ainsi les plus grands diamètres évalués ont été, 20—25 μ pour *E. Davidi*, 25—35 μ pour *E. Bockii* et *E. lanceolata*, etc. Le diamètre correspondant à des conditions moyennes est voisin de 50 μ pour les plus grands vaisseaux, mais il est assez variable suivant les échantillons; du reste, n'est-il pas d'observation courante parmi les ouvriers travaillant le bois qu'il existe des différences appréciables dans le „grain du bois" d'une même espèce, suivant les lieux où la plante a grandi. Les longueurs des éléments qui composent les vaisseaux ouverts, mesurées d'un diaphragme à l'autre, sont comprises entre 200 et 600 μ; les dimensions les plus fréquentes avoisinent 300 μ; toutefois il existe de nombreuses variations individuelles et nous n'avons aucun caractère spécifique certain à retirer des dimensions des vaisseaux. Les ponctuations aréolées de ces vaisseaux ont une fente plus petite que l'aréole et paraissent de grandeur assez fixe, à condition qu'on ait soin de les observer sur des vaisseaux de même diamètre, car leurs dimensions augmentent avec celles de l'élément conducteur. Les plus petites ont un diamètre de 4 à 5 μ et appartiennent à des espèces à feuilles persistantes; les plus grandes s'observent chez les espèces à feuilles caduques, les plus septentrionales (diamètre de 5—7 μ chez *E. hortensis* et de 10—13 μ chez *E. argentea*), de sorte que la circulation de la sève paraît particulièrement active chez ces dernières espèces.

La duraminisation du bois des *Elaeagnus* se fait vers la huitième année comme chez les *Hippophae*; le vieux bois, d'un brun foncé, contient des thylles, et l'aubier est jaunâtre. Chez *E. Henryi* (fig. 60, I, II et III), il se forme dans beaucoup de vaisseaux ouverts des thylles d'une nature très particulière. Ces formations, d'abord réduites à de faibles mamelons, ne tardent pas à se remplir d'un dépôt de carbonate de calcium représenté par de petits cônes enchâssés à leur base dans les ponctuations des vaisseaux, de sorte que ceux-ci paraissent hérissés de curieuses protubérances cristallines à leur intérieur. Le rôle de ces thylles calcaires est évidemment de suspendre la circulation de la sève entre le vaisseau et les tissus voisins, comme de débarrasser l'organisme végétal des substances minérales superflues. Nous signalerons ci-après

d'autres formations analogues dans les trachéo-fibres de différentes espèces, où elles ont une composition et un aspect différents.

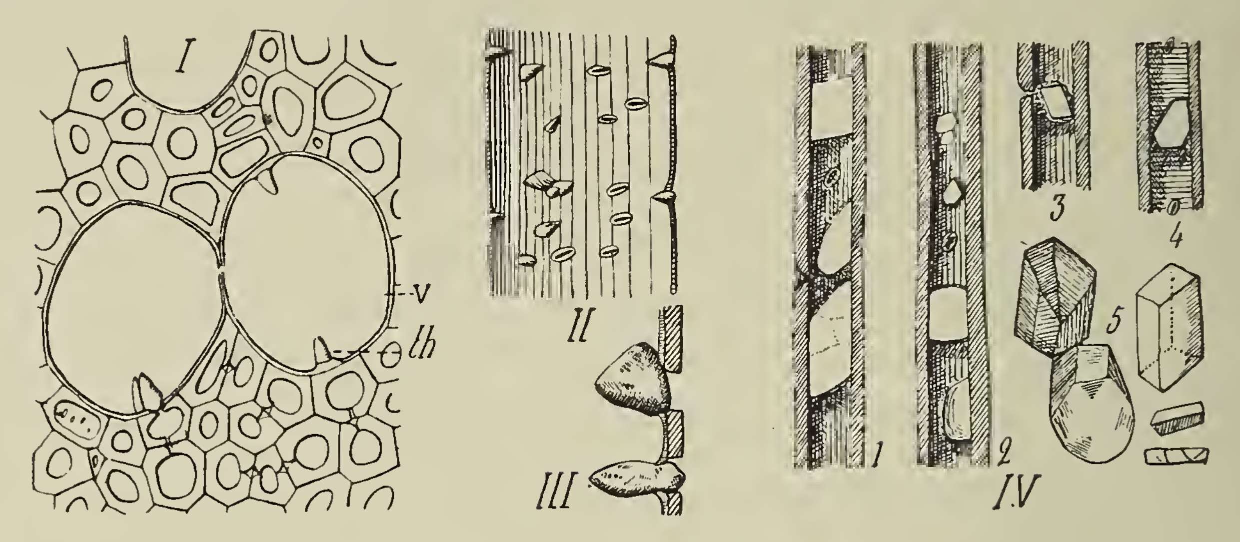


Fig. 60.

Thylles avec cristaux — I, bois de l'*Elaeagnus Henryi* avec dépôts cristallins (th); gr. 200; II, section longit. d'un vaisseau; III, corpuscules calcaires enchâssés dans les ponctuations des vaisseaux; IV, 1—3, trachéo-fibre de l'*E. Zollingeri;* gr. 200; 4, de l'*E. Henryi;* 5, cristaux d'oxalate de calcium contenus à l'intérieur des trachéo-fibres de différentes espèces d'*Elaeagnus.*

Les vaisseaux fermés des *Elaeagnus,* à parois épaisses et pourvues de ponctuations plus ou moins aréolées ont souvent été dénommés fibres à cause de leur forme allongée et fusoïde: Moeller (69), Houlbert (51); mais nous leur donnerons le nom de trachéo-fibres pour réserver l'appellation de fibres aux éléments pourvus de ponctuations simples. Ces trachéo-fibres forment des ,,plages ligneuses" d'autant plus compactes et étendues que les périodes de sécheresse sont plus prolongées, et la disposition relative des éléments ligneux, comme l'a fait remarquer avant nous Houlbert (51), est en rapport avec les conditions climatériques auxquelles la plante est soumise.

Les trachéo-fibres sont irrégulièrement disposées sauf dans le bois d'automne où elles ont une disposition radiale bien marquée; comme on le sait, elles sont lisses à l'intérieur ou portent des bandes saillantes annelées ou spiralées à tours de spires presque contigus. Certaines espèces n'ont que des trachéo-fibres lisses (*E. Gussoni, E. Zollingeri, E. Cumingii,* etc.); d'autres ont des trachéo-fibres rayées intérieurement et une plus ou moins grande proportion de trachéo-fibres lisses (*E. Henryi, E. Davidi,* etc.); enfin, une seule espèce, *E. difficilis,* nous a paru ne présenter que des trachéo-fibres striées. En suivant les formations ligneuses, de la feuille à la racine, nous avons vu s'accroître le nombre des trachéo-fibres lisses dans la racine quand il existe à la fois des trachéo-fibres rayées et des trachéo-fibres lisses; en outre, quand une espèce renferme des trachéo-fibres rayées dans le bois de sa tige, elle en présente toujours dans toutes ses formations ligneuses et dans toutes ses variétés; d'autre part, dans les espèces à trachéo-fibres lisses, nous n'avons jamais remarqué d'autres trachéo-fibres, quel que soit le membre de la plante auquel nous nous soyons adressé.

Nous insistons d'autant plus sur ce point que nous savons que la valeur taxinomique des caractères tirés de l'ornementation

des vaisseaux a souvent été critiquée; mais, en ce qui concerne les trachéo-fibres des Eléagnacées, nous déclarons que ces caractères sont des plus fixes; toutefois, nous reconnaissons le bien-fondé de ces critiques pour les vaisseaux ouverts dont les légères sculptures sont des plus fugaces et parfois très difficiles à distinguer. D'après ce que l'on observe habituellement, il semble que l'on serait en droit de considérer les épaississements des trachéo-fibres comme un signe de xérophilie; il n'en est rien cependant, car les éléments striés se trouvent aussi bien dans les plantes hygrophiles ou cultivées (*E. umbellata*, *E. hortensis*, etc.) que dans les espèces les plus xérophiles (*E. Bockii*, *E. Henryi*, etc.); en outre, des plantes adaptées à un milieu sec comme *E. kologa*, *E. Gussoni*, ne contiennent que des trachéo-fibres lisses.

La structure des trachéo-fibres constitue donc un excellent caractère spécifique, et, si les variations du milieu peuvent lui apporter quelques modifications, celles-ci ne sont jamais assez importantes pour en faire disparaître les traits essentiels.

Le diamètre des trachéo-fibres est assez variable; il est plus grand dans les espèces hygrophiles ou cultivées que dans les espèces xérophiles ou sauvages. La première disposition (lumen agrandi) correspond à une sève plus abondante et à une plus grande flexibilité de la tige; cette flexibilité est encore accrue si la lignification demeure faible comme dans *E. argentea*; du reste, dans la plupart des trachéo-fibres, il demeure à leur intérieur une couche cellulosique tendre non lignifiée et se détachant facilement sous l'action du rasoir quand on fait des coupes transversales. Leur longueur varie de 0,5 m à 0,9 m; elles sont donc un peu plus courtes que les fibres péricycliques et les fibres libériennes; généralement vides, elles peuvent dans quelques espèces (fig. 60, IV) contenir de gros prismes obliques, plus ou moins réguliers, d'oxalate de calcium: *E. Henryi*. *E. Schlechtendalii*, *E. tonkinensis*; dans *E. Cumingii*, il existe en outre de beaux octaèdres de la même substance. Ces dépôts cristallins ont une origine thylleuse comme ceux que nous avons déjà observés dans l'intérieur des grands vaisseaux ouverts de l'*E. Henryi*.

Le parenchyme ligneux (fig. 61) est beaucoup moins développé dans la tige que dans la racine, et moins encore dans les espèces à feuilles persistantes que dans les espèces à feuilles caduques. Il augmente d'importance par les effets de la culture, comme nous nous en sommes assuré par l'étude comparative des différentes formes de l'*E. hortensis* et de l'*E. umbellata*. Sur une section transversale, il paraît surtout abondant au voisinage des grands vaisseaux du printemps; ses cellules sont isolées ou forment de courtes chaînes irrégulières, allant rarement d'un rayon médullaire à l'autre et s'anastomosant parfois pour constituer des mailles interrompues çà et là. En section longitudinale, elles sont le plus souvent rectangulaires, étroites et allongées: long. 50—100 μ; diam. 15—20 μ. Leurs parois sont criblées de ponctuations simples, surtout très nombreuses sur les faces qui touchent à d'autres cellules du parenchyme; elles sont habi-

tuellement lignifiées (fig. 61, I) et un peu moins épaisses que celles des trachéo-fibres voisines; cependant elles peuvent être cellulosiques (fig. 62, II) et relativement minces comme dans *E. latifolia*, *E. Schlechtendalii*, *E. indica*, etc. Le contenu des cellules du parenchyme ligneux varie beaucoup avec la saison et leur âge.

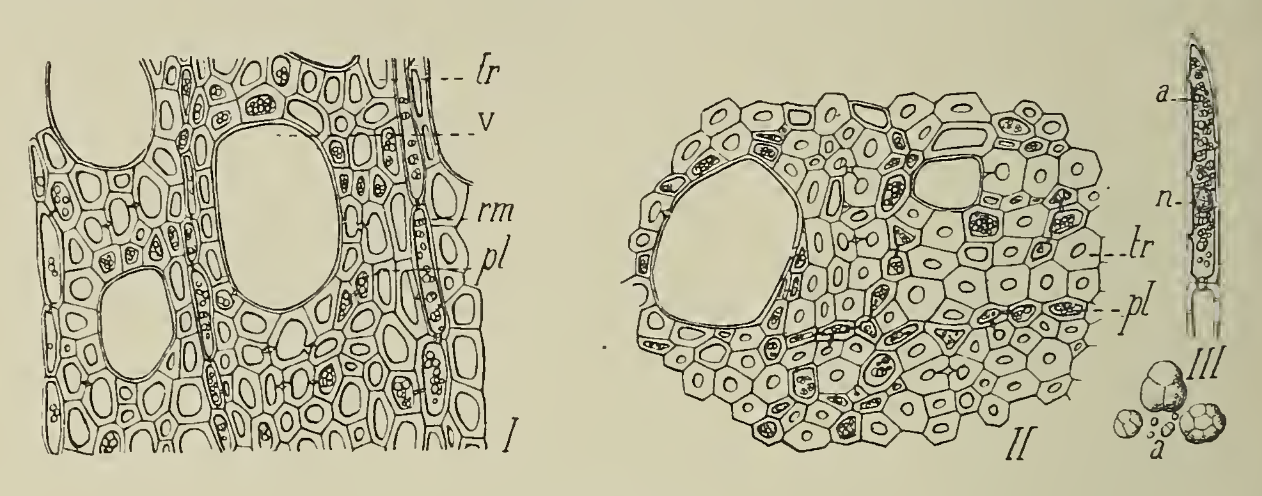


Fig. 61.

Parenchyme ligneux des *Elaeagnus* — I, section transversale du bois de la 3ème année de l'*E. hortensis* ssp. *orientalis*; gr. 180 (parenchyme ligneux à parois épaisses et lignifiées); II, bois de la 3ème année de l'*E. indica* (parenchyme ligneux à parois peu épaisses et très peu lignifiées; gr. 180; III, coupe longitudinale d'une cellule de parenchyme ligneux, contenant de nombreux grains d'amidon composés.

En automne, dans le bois des dernières années, elles sont bourrées de grains d'amidon composés; mais, en été, elles sont à peu près vides de tout contenu amylacé; dans le vieux bois et parfois aussi dans les nouvelles formations (*E. umbellata*), elles contiennent fréquemment des produits bruns tanniques qui font suite à la destruction de l'amidon. L'oxalate de calcium est très rare et quand il existe (*E. latifolia*), il a la forme de sable.

En section transversale, les rayons médullaires (fig. 61) sont ordinairement larges de une ou 2 rangées de cellules; dans certaines espèces, ils peuvent être composés de 4 séries d'éléments, ex. *E. hortensis* (bois de 1 à 10 ans). Les uns partent du centre et traversent tout le corps ligneux; les autres prennent naissance à des niveaux différents entre les premiers. Généralement, tous sont réduits à une seule rangée de cellules dans l'année de leur formation, mais ils s'épaississent un peu pendant les années suivantes en devenant doubles, triples ou même quadruples suivant les espèces. Il est donc important de tenir compte de l'âge dans l'évaluation de l'épaisseur des rayons médullaires, si l'on veut procéder à des comparaisons exactes.

En section tangentielle, les rayons médullaires ont des formes assez différentes (coupes effectuées dans le bois de la 3ème année). Les uns sont formés, dans toute leur longueur, sauf dans la région moyenne où ils sont parfois dédoublés, d'une unique et longue file de cellules arrondies ou plus moins allongées suivant la hauteur du rayon. Ces files sont de grandeur variable et comptent de 3 à 40 éléments; elles peuvent exister seules (*E. kologa* ssp. *Grisebachii*); mais, le plus souvent, elles sont associées à des rayons médullaires étroits, à deux rangées de cellules et plus courts (*E. pungens*, *E. lanceolata*, *E. glabra* etc.). Cette disposition est

la plus fréquente et rappelle celle des rayons médullaires des *Shepherdia* et des *Hippophae*. Enfin, dans d'autres espèces d'*Elaeagnus*, les rayons médullaires les plus gros ont la forme de fuseaux plus ou moins courts et très bombés dans la région moyenne où ils ont généralement une épaisseur de 3—4 rangées de cellules arrondies; entre eux sont intercalés, en nombre variable suivant les espèces, des rayons étroits uni ou bi-sériés (*E. macrophylla, E. hortensis, E. Henryi*, etc.).

Sur une section radiale, les cellules des rayons médullaires sont habituellement allongées suivant le rayon, mais en certains points elles peuvent aussi être plus hautes que larges. Leurs parois portent des ponctuations simples et sont, soit lignifiées (cas le plus fréquent): *E. pungens, E. arborea*, etc., soit cellulosiques: *E. latifolia, E. indica.* Quand elles sont jeunes, elles contiennent des grains d'amidon et parfois un peu de chlorophylle (jeunes tiges); dans le vieux bois, elles ne renferment plus que des produits tanniques brunâtres.

Les dépôts minéraux sont beaucoup moins abondants dans la partie des rayons médullaires comprise dans le bois que dans celle qui traverse le liber; ainsi, les aiguilles d'oxalate de calcium que nous avons signalées dans les rayons médullaires du liber de l'*E. pungens, E. lanceolata, E. macrophylla, E. viridis, E. hortensis*, etc. semblent faire défaut dans les rayons médullaires du bois. Dans d'autres espèces, cette diminution est moins accentuée et l'on trouve des aiguilles d'oxalate dans le bois comme dans le liber: *E. indica, E. triflora, E. ferruginea, E. umbellata, E. Bockii, E. glabra.* La forme cristalline est généralement la même dans toute l'étendue du rayon, mais on peut avoir des formes différentes comme dans *E. Gussoni* et *E. Zollingeri*, dont les rayons médullaires contiennent des aiguilles d'oxalate de calcium dans le liber, et des prismes et des octaèdres dans le bois.

Moelle. La moelle persiste dans les tiges âgées; elle offre à considérer, comme d'ordinaire, une région centrale et une zone périmédullaire. Les cellules de la moelle centrale ont un diamètre plus grand et sont de forme moins allongée que celles de la zone périmédullaire; leurs parois sont presque toujours moins épaisses, et elles demeurent beaucoup moins longtemps vivantes: leur durée est de 1 à 2 ans au plus, tandis que celles de la région périmédullaire peuvent subsister au delà de 9 ans. Cette dernière région est uniforme d'aspect dans toutes les espèces d'*Elaeagnus*, mais il n'en est pas ainsi de la moelle centrale: ses éléments ont ordinairement la forme de petits cylindres un peu plus hauts que larges; toutefois, par exception, ils peuvent être nettement aplatis comme dans *E. Henryi* (fig. 63); leurs dimensions les plus fréquentes sont: hauteur, 60—80 μ; diamètre, 50—60 μ (dimensions prises dans le milieu de l'entrenœud et dans la région la plus centrale); cependant certaines espèces arborescentes: *E. arborea, E. conferta* ont des cellules médullaires dont le diamètre atteint de 100 à 120 μ; celles de l'*E. Henryi* ont un diamètre de 180 μ pour une hauteur de 70 μ.

Lorsqu'une espèce présente des formes adaptées, les unes à un milieu sec, les autres à un milieu humide, ce sont ces dernières qui ont les plus grandes cellules médullaires; aussi, les caractères fournis par les dimensions des cellules médullaires nous paraissent-ils de faible valeur en systématique, et tout au plus propres à être appliqués à la division de l'espèce.

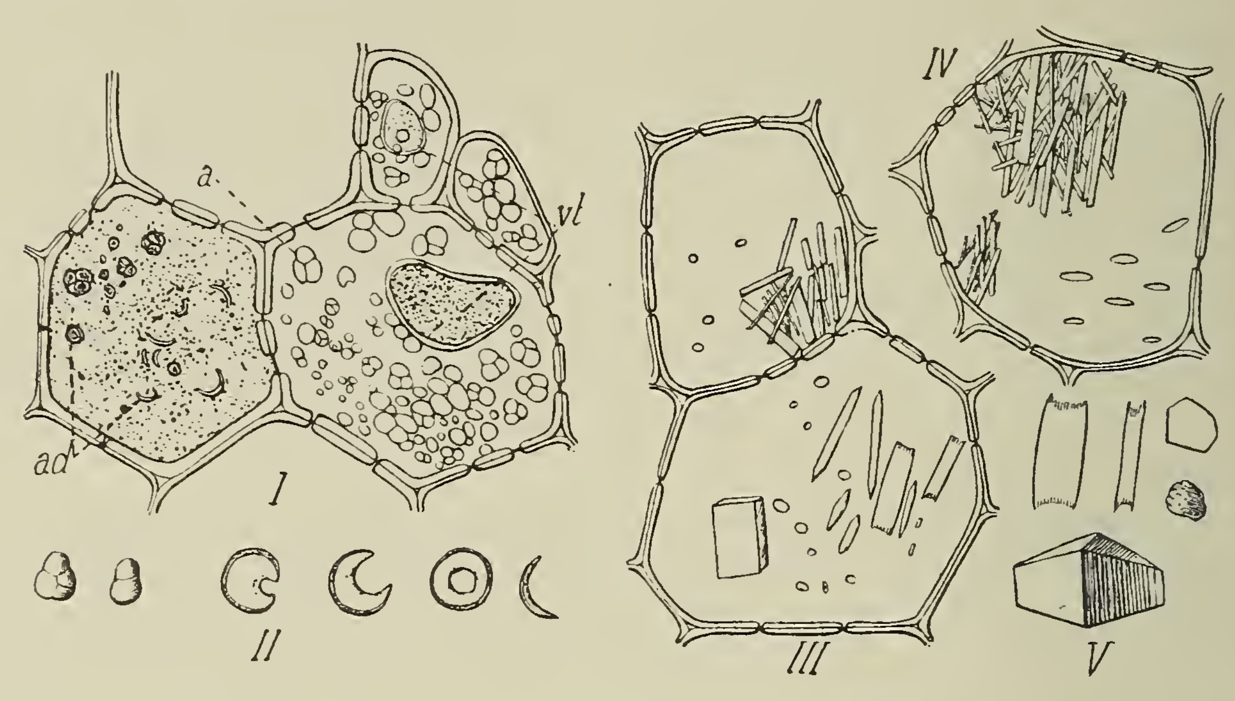


Fig. 62.

Moelle des *Elaeagnus* — I, moelle de l'*E. umbellata* au 15 septembre (tige de 3 ans): un îlot de cellules amylifères et tannifères à parois scléreuses; ad, amidon altéré; vt, vésicule tannifère; II, grains d'amidon altérés ou non; III, cellules scléreuses médullaires de l'*E. conferta* ssp. *Balansae;* IV, cellule médullaire de l'*E. Schlechtendalii;* V, cristaux de la moelle de l'*E. Zollingeri.*

En considérant l'épaisseur des parois des cellules médullaires, nous distinguerons pour la moelle 3 types de structure: 1⁰ Moelle homogène à parois scléreuses (fig. 62, IV): *E. Schlechtendalii, E. Gaudichaudiana, E. Griffithii, E. Davidi, E. Grijsii,* etc.; 2⁰ Moelle homogène à parois minces (fig. 63): *E. rotundifolia, E. latifolia, E. indica, E. hortensis, E. argentea,* etc.; 3⁰ Moelle hétérogène (fig. 62, I) formée d'éléments à parois minces, cellulosiques, et d'éléments à parois épaisses et lignifiées: *E. umbellata, E. multiflora, E. Henryi,* etc.

Au point de vue du contenu cellulaire, nous étudierons: 1⁰ l'amidon; 2⁰ le tannin; 3⁰ l'oxalate de calcium.

1⁰ L'amidon, formé de grains simples ou composés, disparaît de bonne heure dans la moelle centrale; au bout d'un an environ, il est presque entièrement localisé dans la zone périmédullaire.

2⁰ Les tannoïdes apparaissent à la suite de la dégénérescence des grains d'amidon contenus dans les cellules médullaires; au début de leur formation, on peut remarquer des grains d'amidon encore entiers présentant les réactions de l'amylodextrine, ainsi que des grains d'amidon excavés (fig. 62, II) et réduits à de minces croissants, parfois bordés de la membrane de l'amyloleucite générateur. Dans les cellules mortes de la moelle, les produits tanniques desséchés forment des pellicules colorées appliquées contre les membranes cellulaires et donnant à la moelle sa couleur.

Elle est brun-noirâtre dans *E. Thwaitesii* et *E. rotundifolia*, brun-rougeâtre dans *E. Gaudichaudiana*, *E. Bockii*, etc.; rousse dans *E. kologa*, *E. rostrata*, *E. triflora*, *E. ferruginea*, *E. multiflora*, etc., et blanc-jaunâtre dans *E. latifolia*, *E. indica*, etc.

Les tannoïdes sont localisés dans des cellules disposées, ou bien en files unisériées, longitudinales (fig. 63, I), pouvant s'anastomoser entre elles (cas le plus fréquent), ou bien suivant plusieurs files juxtaposées déterminant des bandes longitudinales. Lorsque la moelle est hétérogène, ce sont toujours les cellules à parois épaissies qui contiennent le tannin, mais il peut exister des cellules à parois épaisses et ne contenant pas de tannoïdes.

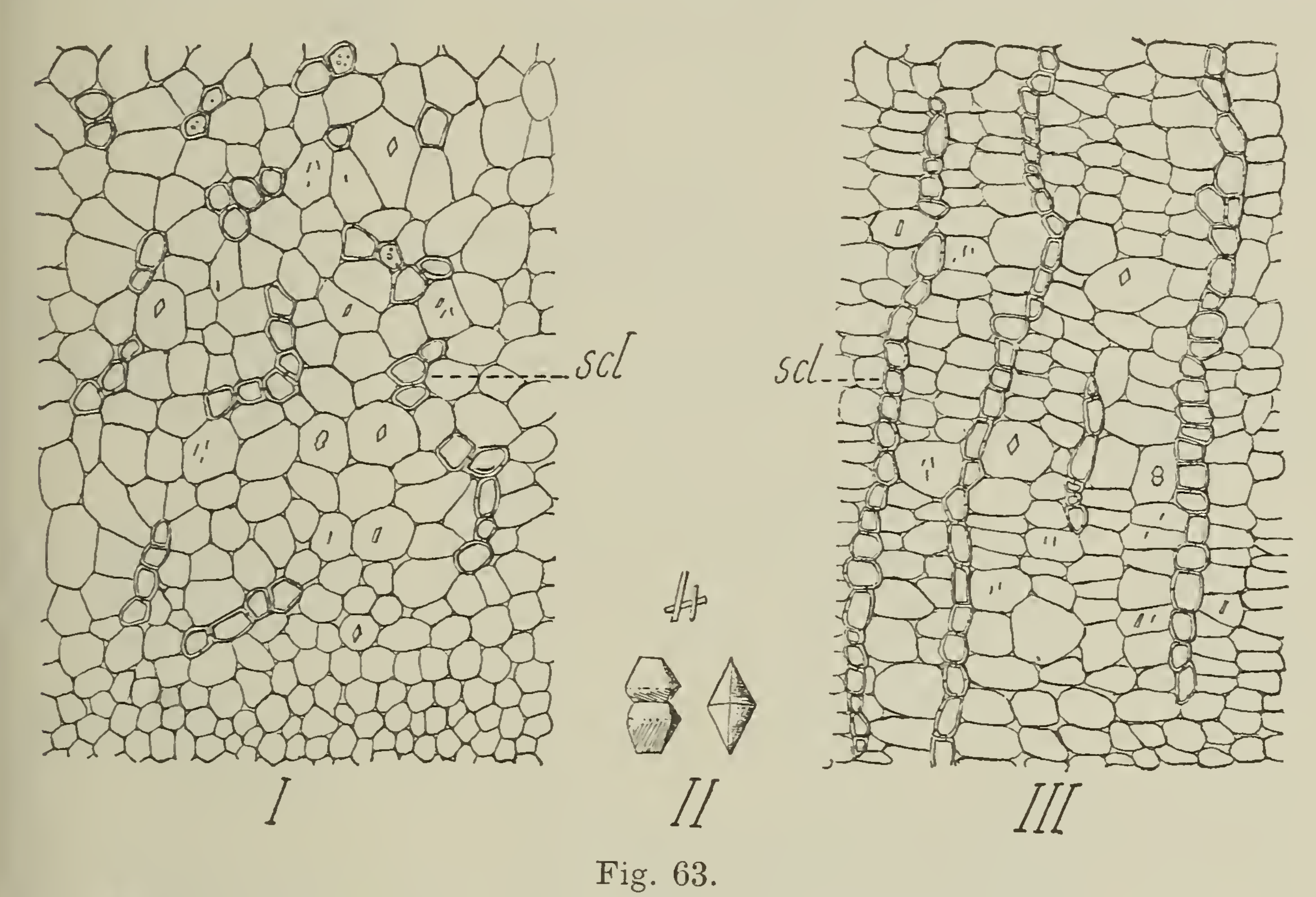


Fig. 63.

Moelle des *Elaeagnus* — I et III, sections transversale et longitudinale de la moelle de la tige de l'*E. Henryi*; gr. 30; II, cristaux d'oxalate de calcium contenus dans la moelle.

3⁰ L'oxalate de calcium nous a paru manquer dans la moelle d'une vingtaine d'espèces d'*Elaeagnus*; cependant nous ne pouvons conclure à leur absence permanente, car il nous est arrivé pour certaines espèces, telles que *E. hortensis*, de constater tantôt la présence tantôt l'absence d'aiguilles d'oxalate de calcium, suivant les échantillons.

De même, la présence de l'oxalate n'est pas toujours fixe dans toutes les formes d'une même espèce; ainsi, *E. triflora* ssp. *tetragonia* a des aiguilles et des tablettes cristallines, tandis que *E. triflora* ssp. *rigida* est dépourvu de cristaux. Il faut donc admettre que certaines plantes accumulent ou non de l'oxalate de calcium suivant les conditions du milieu.

En taxinomie, nous accorderons donc moins d'importance à la présence ou à l'absence de certains cristaux qu'à leurs formes, lesquelles nous ont paru assez typiques pour certaines espèces. Ainsi, on ne trouve: 1⁰ d'octaèdres (fig. 63, II) que dans *E. Henryi*

et *E. Zollingeri* (souvent mâclés par deux dans la 1ère espèce); 2° de gros prismes quadratiques (fig. 62, III) que dans *E. conferta*; 3° un mélange de prismes quadratiques, très allongés, ter-

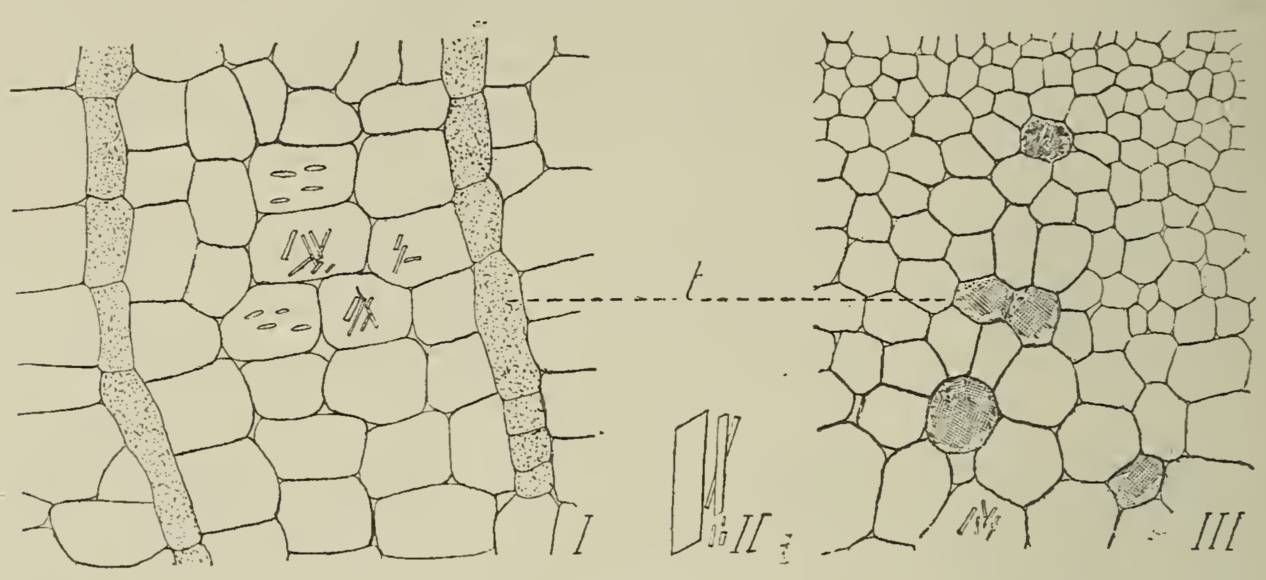


Fig. 64.
Moelle de l'*Elaeagnus hortensis* ssp. *orientalis* — I, section longitudinale; III, section transversale; gr. 50; II, cristaux d'oxalate de calcium.

minés par 2 petites pyramides, de tablettes rectangulaires et de petites masses concrétionnées de malophosphate de calcium, que dans les espèces de la Presqu'île indoue: *E. latifolia*, *E. indica*, *E. kologa*.

Adaptation. Epines.

Dans l'exposé qui précède, nous nous sommes appliqué à mettre en évidence, pour chacun des tissus étudiés, les modifications qu'il peut subir du fait d'un changement de milieu, mais il nous reste à dire quelques mots des épines.

On sait que quelques *Elaeagnus* deviennent spinescents lorsque certaines conditions de milieu sont satisfaites. Nous avons donc étudié les épines de l'*E. hortensis* et de l'*E. umbellata*; toutefois, les résultats généraux de cette étude étant les mêmes que ceux que nous avons constatés pour *Hippophae rhamnoides*, nous nous trouvons dispensé de les énoncer.

Résumé.

Pour résumer nos connaissances sur la tige des *Elaeagnus*, nous avons établi les tableaux d'analyse suivants, lesquels, dans de nombreux cas, permettront d'arriver facilement à la détermination de l'espèce par l'emploi des caractères anatomiques.

Parmi ces caractères, nous n'avons employé que ceux auxquels nous avons reconnu la „dignité spécifique"; cependant, nous ferons remarquer que les espèces voisines de l'*E. pungens*: *E. difficilis*, *E. glabra*, *E. Maximowiczii*, sont assez mal délimitées puisque nous avons dû faire appel à des caractères quantitatifs; aussi n'avons-nous complété notre tableau en ce qui les concerne que dans le seul but de faire figurer les données anatomiques propres à ces espèces.

Quant à ce qui concerne l'utilisation des caractères relatifs à la présence ou à l'absence des cristaux, nous rappelons avec quelle circonspection il est prudent d'y avoir recours.

Anatomie comparée de la tige des Elaeagnus.

I. Bois avec trachéo-fibres striées intérieurement par des épaississements annelés ou spiralés, avec ou sans trachéo-fibres intérieurement lisses.

- **Vaisseaux ouverts et trachéo-fibres avec thylles cristallins dès la 2ème année**
  - Mamelons coniques de carbonate de calcium hérissant l'intérieur des vaisseaux ouverts dès la deuxième année; gros prismes d'oxalate de calcium à l'intérieur des trachéo-fibres; moelle hétérogène (éléments à parois minces et éléments à parois scléreuses); cellules médullaires allongées transversalement, pouvant atteindre un diamètre de 180 μ et contenant des octaèdres d'oxalate de calcium isolés ou mâclés; rayons médullaires elliptiques (coupe tang.), larges de 2 ou 3 cellules arrondies, dans leur partie moyenne; péricycle avec un anneau fibreux très épais; écorce épaisse de 13—15 cellules; cuticule épaisse de 28 μ . . . . . *E. Henryi* Warb.
- **Vaisseaux ouverts et trachéo-fibres sans thylles cristallins**
  - Formation d'un rhytidome dès la 2ème année
    - Moelle scléreuse homogène; cellules médullaires sans dépôts cristallins, d'un diamètre moyen de 50 μ; zones annuelles du bois peu distinctes avec vaisseaux ouverts d'une très petit diamètre (20 μ); rayons médullaires bisériés, formés de petites cellules à parois sclérifiées et contenant de nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium . . . . . *E. Davidi* Franch.
  - Pas de rhytidome
    - Tige tomenteuse pendant les premières années, recouverte, ainsi que les autres parties aériennes de la plante, de nombreux poils fasciculés longuement et étroitement pédonculés, en forme de palmiers, laissant en place après leur chute les vestiges de leurs pédoncules en forme de fûts élancés et d'aspect très caractéristique; moelle uniformément scléreuse; rayons médullaires étroits, unisériés, hauts de 4—5 cellules; péricycle avec un anneau fibreux deux fois moins épais que l'écorce proprement dite . . . . . *E. Grijsii* Hance
    - Jeunes tiges non recouvertes de poils fasciculés longuement pédonculés, et en forme de palmiers
      - Fibres péricycliques creusées de rainures à l'extérieur
        - Moelle homogène; cellules médullaires à parois minces (diam. 60—80 μ); rayons médullaires elliptiques (coupe tang.), larges de 3—4 rangées de cellules; anneau fibreux péricyclique 4 fois moins épais que l'écorce proprement dite, formé de petits îlots et de fibres éparpillées . . . . . *E. macrophylla* Thbg.
      - Fibres péricycliques sans rainures annulaires
        - 1° Grands vaisseaux du bois isolés et disséminés dans l'épaisseur des formations annuelles peu distinctes les unes des autres, les plus grands vaisseaux correspondant souvent au bois de la fin de l'été. — (Groupe très compact, difficile à diviser. Il est nécessaire de faire appel à l'ensemble des caractères anatomiques de ces plantes pour les distinguer d'une façon sûre)
          - Moelle homogène, cellules médullaires à parois épaisses et subscléreuses
            - Beaucoup de trachéo-fibres intérieurement lisses; quelques trachéo-fibres légèrement striées; vaisseaux ouverts intérieurement lisses; cellules scléreuses de la moelle de forme arrondie . . . . . *E. viridis* Serv.
            - Vaisseaux larges de 50—60 μ, réticulés, aréolés; fibres péricycliques isolées ou réunies par petits groupes de 3—6, non accompagnées de cellules scléreuses; écorce hétérogène comprenant une couche externe formée de 4 rangées de cellules arrondies et une couche interne de cellules beaucoup plus grandes et allongées tangentiellement; liège d'épaisseur très inégale . . *E. ovata* Serv.
            - Vaisseaux larges de 25—35 μ, rayés-aréolés; fibres péricycliques en îlots compacts, d'une épaisseur égale aux 2/3 de celle de l'écorce proprement dite et accompagnées de cellules scléreuses; écorce sensiblement homogène; liège d'épaisseur uniforme
              - Moelle brunâtre, riche en dépôts tanniques; rayons médullaires dépourvus d'aiguilles d'oxalate de calcium; cellules scléreuses du péricycle énormes (30—60 μ en diamètre), s'avançant parfois fort loin dans l'écorce et à parois épaisses . . . . . *E. Bockii* Diels
              - Moelle jaunâtre; rayons médullaires chargés d'aiguilles d'oxalate de calcium dans la région libérienne; quelques cellules scléreuses à large lumen et à parois peu épaisses dans le péricycle . . . *E. lanceolata* Warb.
          - Moelle hétérogène formée d'éléments, les uns à parois minces, les autres à parois épaisses
            - Présence de trachéo-fibres rayées, seulement; liège à parois rigides, à cellules plus hautes que larges (coupe transv.); beaucoup d'aiguilles d'oxalate de calcium dans l'écorce et même dans les cellules scléreuses avoisinant les fibres libériennes . . . . . *E. difficilis* Serv.
            - Présence simultanée de trachéo-fibres lisses et de trachéo-fibres rayées; liège à cellules tabulaires
              - Trachéo-fibres finement striées, peu nombreuses; rameaux de couleur jaunâtre, récurvés à la pointe . . . . . *E. Maximowiczii* Serv.
              - Trachéo-fibres fortement striées et très nombreuses; peu de trachéo-fibres lisses
                - Rayons médullaires elliptiques (coupe tang.), larges de 2—3 rangées de cellules sans dépôts cristallins; fibres péricycliques isolées ou en petits îlots allongés suivant le rayon et déterminant un anneau scléreux fragmenté, presque aussi épais que l'écorce proprement dite, et ne contenant pas de cellules scléreuses arrondies; jeunes rameaux recouverts d'écailles rouge cuivreux formant un revêtement luisant et lisse; arbuste inerme . . . . . *E. glabra* Thbg.
                - Rayons médullaires uni ou bi-sériés renfermaut de nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium dans la région libérienne; fibres péricycliques en groupes compacts souvent entourés de cellules scléreuses déterminant un anneau fibreux d'une épaisseur environ égale à la moitié de celle de l'écorce; jeunes rameaux recouverts d'écailles ferrugineuses formant un revêtement rugueux; arbuste souvent pourvu d'épines . . . . . *E. pungens* Thbg.
        - 2° Grands vaisseaux du bois distribués suivant des arcs très nets, d'un quart de circonférence environ, mais ne formant pas des anneaux circulaires complets (moelle renfermant des cristaux d'oxalate de calcium: prismes, fuseaux); rayons médullaires elliptiques (coupe tg.) uni ou bi-sériés, hauts de 13—14 éléments; nombreuses cellules scléreuses dans le péricycle et dans le liber; cellules corticales bourrées d'oxalate de calcium sableux; liège d'épaisseur uniforme . . . . . *E. Thunbergii* Serv.
        - 3° Grands vaisseaux du bois du printemps en zones circulaires concentriques très nettes; vaisseaux diminuant progressivement de diam. en passant du bois du printemps au bois de l'automne.
          - Cellules de la région centrale de la moelle à parois uniformément minces et contenant quelques petites aiguilles d'oxalate de calcium; moelle jaunâtre . . . . . *E. hortensis* M. B.
          - Cellules de la région centrale de la moelle, les unes à parois épaisses (tannifères); les autres à parois minces et sans contenu cristallin; moelle brunâtre ou jaunâtre
            - Cellules à tannin de la moelle en files longitudinales très nettes; moelle jaunâtre; pas d'oxalate de calcium dans les rayons médullaires; rameaux souvent spinescents, peu ferrugineux: bourgeons de forme allongée, aigus à la pointe, blancs ou légèrement ferrugineux . . . . . *E. umbellata* Thbg.
            - Cellules à tannin de la moelle non groupées en files longitudinales très nettes; aiguilles d'oxalate de calcium abondantes dans l'écorce et dans les rayons médullaires; moelle d'un bruu foncé; rameaux très ferrugineux, inermes ou très rarement pourvus de quelques épines à pointe mousse; bourgeons globuleux, rougeâtres . . . . . *E. multiflora* Thbg

II. Bois avec trachéo-fibres intérieurement lisses et sans trachéo-fibres striées.

- **Vaisseaux ouverts et trachéo-fibres avec thylles cristallins dès la 1[ère] année**
  - Quelques gros octaèdres d'oxalate de calcium isolés ou mâclés dans la moelle; rayons médullaires avec de gros cristaux prismatiques dans la région du bois; nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium dans l'écorce; rayons médullaires uni ou bi-sériés, très allongés (coupe tang.); fibres péridermiques en îlots compacts, deux fois moins épais que l'écorce proprement dite . . . . . *E. Zollingeri* Serv.
  - Pas d'octaèdres dans la moelle; rayons médullaires ne contenant pas de gros prismes d'oxalate dans la région du bois.
    - Présence de grosses aiguilles d'oxalate de calcium dans la moelle, d'octaèdres et de prismes dans les thylles; fibres péricycliques réparties en gros îlots accompagnés de cellules scléreuses et plus épais que l'écorce . . . . . *E. Cumingii* Schlecht.
    - Moelle sans dépôts cristallins; thylles ne contenant pas de prismes d'oxalate de calcium; fibres péricycliques réparties en petits îlots non accompagnés de cellules scléreuses et 2—3 fois moins épais que l'écorce . . . . . *E. tonkinensis* Serv.
- **Pas de thylles cristallins**
  - Formation d'un rhytidome, dès la deuxième année, exfoliant le péricycle et une partie du liber; 1[ère] couche du liège d'origine épidermique en certains points et corticale en d'autres (moelle scléreuse homogène; rayons médullaires uni ou bi-sériés contenant des octaèdres et des prismes d'oxalate de calcium dans le bois et des aiguilles dans le liber . . . . . *E. Gussoni* Gasp.
  - Pas de rhytidome, au moins dans les 3 premières années
    - Grands vaisseaux du bois isolés et disséminés dans l'épaisseur des formations annuelles, peu distinctes les unes des autres
      - Moelle hétérogène éléments à parois épaisses, scléreuses, et éléments à parois minces
        - Moelle contenant des produits brun noirâtre et des cristaux en tablettes rectangulaires peu nettes à leurs extrémités . . . . . *E. Thwaitesii* Schlecht.
        - Moelle jaunâtre avec ou sans cristaux
          - Moelle sans cristaux; nombreux vaisseaux ouverts rayés intérieurement, long. 200—250 μ; phelloderme d'épaisseur très inégale; nombreuses fibres libériennes . . . . . *E. arborea* Schlecht.
          - Moelle sans cristaux ou avec des prismes quadratiques et des aiguilles d'oxalate de calcium; pas de vaisseaux ouverts striés intérieurement; long. des éléments des vaisseaux. 500—600 μ; phelloderme d'épaisseur uniforme, 1—2 cellules; peu de fibres libériennes . . . . . *E. conferta* Roxb.
      - Moelle homogène, toujours pourvue de cristaux d'oxalate de calcium
        - Cellules médullaires à parois minces
          - Moelle d'un brun noir, cuticule très épaisse; 15—16 μ; tannins noirâtres (in sicco), abondants dans l'écorce et le liber. *E. rotundifolia* Schlecht.
          - Moelle blanche
            - Fibres péricycliques énormes atteignant un diamètre de 40 μ, formant des îlots compacts non bordés de cellules scléreuses: oxalate de calcium sableux abondant dans le parenchyme ligneux et les rayons médullaires, absent dans l'écorce; longueur des éléments des vaisseaux ouverts: 400—500 μ *E. latifolia* L.
            - Fibres péricycliques atteignant un diamètre maximum de 20 μ, réunies en petits îlots bordés de cellules scléreuses; oxalate de calcium manquant dans le parenchyme ligneux et les rayons médullaires, mais abondant dans l'écorce; long. des éléments des vaisseaux ouverts: 300—400 μ . . *E. indica* Serv.
          - Moelle rousse *)
            - Rayons médullaires avec cristaux d'oxalate de calcium
              - Fibres péricycliques réparties en gros îlots souvent plus épais que l'écorce: aiguilles d'oxalate de calcium dans les rayons médullaires et dans l'écorce; cuticule très épaisse: 25—27 μ . . . . . *E. kologa* Schlecht.
              - Fibres péricycliques réparties en petits îlots de 4—6 fibres: octaèdres d'oxalate de calcium dans les rayons médullaires; pas d'oxalate de calcium dans l'écorce; cuticule d'épaisseur moyenne: 3—5 μ . . . *E. rostrata* Serv.
            - Rayons médullaires dépourvus de cristaux d'oxalate de calcium
              - Absence de cellules scléreuses dans le péricycle: aiguilles d'oxalate de calcium dans l'écorce . . . . . *E. triflora* Schlecht.
              - Présence de cellules scléreuses dans le péricycle; absence d'oxalate de calcium dans l'écorce . . . . . *E. ferruginea* Rich.
        - Cellules médullaires à parois épaisses
          - Moelle jaunâtre pourvue de cristaux en forme de lamelles rectangulaires étroites; rayons médullaires elliptiques (coupe tg.). larges de 2—3 rangées de cellules; cellules scléreuses du péricycle et du liber de forme très irrégulière et contenant des aiguilles d'oxalate de calcium . . . . . *E. Schlechtendalii* Serv.
          - Moelle rougeâtre dépourvue de cristaux; rayons médullaires unisériés; cellules scléreuses absentes ou présentes, dans le péricycle et le liber, mais de forme arrondie très régulière
            - Absence de cellules scléreuses dans le péricycle; îlots fibreux péricycliques moins épais que l'écorce; épaisseur de la cuticule: 25—30 μ. . . . *E. Gaudichaudiana* Schlecht.
            - Présence de grosses cellules scléreuses dans le péricycle, à parois très épaisses et pénétrant avant dans l'écorce; cuticule mince: 3—4 μ. . *E. Griffithii* Serv.
    - Grands vaisseaux du bois du printemps en zones concentriques très nettes; vaisseaux diminuant progressivement de diamètre en passant du bois du printemps au bois de l'automne *E. argentea* Pursh
    - Moelle jaunâtre; grands vaisseaux ouverts ayant un diamètre de 70—80 μ et des ponctuations aréolées, larges de 10—12 μ; trachéo-fibres à parois peu épaisses, d'un diamètre de 30 μ; rayons médullaires elliptiques, larges de 2—4 rangées de cellules; péricycle à nombreuses fibres péricycliques peu sclérifiées (bois souple), réparties en îlots beaucoup moins épais que l'écorce; diamètre des fibres péricycliques: 28—30 μ; liège à parois épaisses, abondant, se formant dès la 1[ère] année.

*) Rem. Ce groupe est très homogène et nous ne sommes pas absolument sûr de la fixité des caractères sur lesquels repose sa division.

Variation des caractères anatomiques au sein de l'espèce.

(Application de l'anatomie à la distinction de quelques sous-espèces.)

1° *E. umbellata* Thbg.

ellules corticales très collenchymateuses; vaisseaux ouverts ne présentant pas de ponctuations aréolées doubles, en forme de ∞
- Fréquemment des cellules scléreuses au voisinage des fibres péricycliques; diamètre des grands vaisseaux ouverts atteignant 50 μ; longueur moyenne des éléments de ces vaisseaux: 200 μ — ssp. *eu-umbellata* Serv.
- Pas de cellules scléreuses au voisinage des fibres péricycliques; diamètre des grands vaisseaux ouverts atteignant 80—95 μ; longueur moyenne des éléments de ces vaisseaux: 45 μ . . . ssp. *magna* Serv.

ellules corticales faiblement collenchymateuses; vaisseaux ouverts présentant de nombreuses ponctuations aréolées doubles, coalescentes, en forme de 8, traversées par une unique fente . . . . ssp. *parvifolia* (Royle) Serv.

2° *E. conferta* Roxb.

oelle d'un brun rougeâtre
- Nombreux cristaux d'oxalate de calcium dans la moelle centrale (prismes, aiguilles, tablettes, fuseaux); cellules médullaires atteignant un diamètre de 120—150 μ; rayons médullaires unisériés, hauts de 6 à 8 cellules; écorce bourrée de cristaux de même forme que dans la moelle — ssp. *Balansae* Serv.

oelle jaunâtre
- Cuticule mince (2 μ); fibres péricycliques d'un diamètre de 40 μ, à large lumen; vaisseaux larges de 50 à 60 μ.
  - Pas de cristaux dans la moelle centrale . . . . ssp. *firma* Serv.
  - Aiguilles d'oxalate dans la moelle — ssp. *dendroidea* (Schlecht) Serv.
- Cuticule épaisse (10 μ); fibres péricycliques d'un diamètre de 15—20 μ, à lumen étroit; vaisseaux larges de 80—100 μ . . ssp. *eu-conferta* Serv.

Pas de cristaux dans la région périmédullaire; rayons médullaires hauts de 20—30 cellules
- Aiguilles d'oxalate dans le péricycle et l'écorce; cellules scléreuses du péricycle arrondies . . . *α Calcuttensis* Serv.
- Pas d'aiguilles d'oxalate de calcium dans l'écorce et le péricycle; cellules scléreuses du péricycle un peu rameuses . . . . *β septentrionalis* Serv.

Cristaux dans la région périmédullaire (aiguilles d'oxalate de calcium); rayons médullaires hauts de 30—45 cellules . . . . *γ malaccensis* Serv.

3° *E. triflora* Roxb.

ellules de la moelle à grandes ponctuations elliptiques-linéaires, dirigées transversalement contenant des aiguilles et des tablettes d'oxalate de calcium; anneau fibreux péricyclique formé d'une seule rangée d'îlots fibreux très compacts; tannoïdes d'un brun roussâtre (in sicco) . . . . ssp. *tetragonia* Serv.

ellules de la moelle à ponctuations arrondies, sans aiguilles d'oxalate de calcium; anneau fibreux péricyclique très épais (250 μ), formé de plusieurs rangées de petits îlots fibreux; tannoïdes noirâtres (in sicco) . . . . ssp. *rigida* (Blume) Serv.

(Sclérification forte: influence de l'altitude et d'un milieu sec.)

Chapitre IV.

Anatomie et développement de la feuille.

I. *Développement de la feuille, des poils et des stomates.*

1⁰ Organisation de la jeune feuille.

Nous savons que les feuilles s'ébauchent au voisinage du sommet de la tige sous la forme de petits bourrelets à croissance d'abord terminale puis basipète, de façon à constituer un petit limbe auquel fait bientôt suite un court pétiole. Ce jeune limbe se développe ensuite d'une façon diffuse dans toutes ses parties, tandis que son pétiole continue à s'allonger vers sa base.

Etudions successivement comment s'organisent le pétiole et le limbe.

Organisation du pétiole. Le système vasculaire du pétiole des feuilles est, pour employer l'expression de C. de Candolle (29), soit en anneau fermé, soit en arc ouvert. Recherchons en premier lieu quel est le développement d'un pétiole pourvu d'un anneau vasculaire fermé, soit chez *Elaeagnus pungens*. Pratiquons des coupes transversales du pétiole vers la base du limbe dans une série de jeunes feuilles (17), cueillies vers l'extrémité d'un rameau, et comptées à partir du bourgeon terminal; on voit alors que les sections (fig. 65), d'abord subtriangulaires dans les toutes jeunes feuilles, s'arrondissent peu à peu et deviennent plus hautes, toutes proportions gardées, à mesure que la feuille grandit. L'épiderme, pour suivre le développement des tissus plus internes, se cloisonne radialement et produit sans cesse de nouveaux poils, tandis qu'il ne se forme jamais de stomates. Le parenchyme cortical multiplie ses éléments par des divisions dirigées en tous sens, mais il est à remarquer que l'assise sous-épidermique se cloisonne fréquemment tangentiellement, de sorte qu'elle paraît dédoublée en de nombreux points, surtout à la face supérieure du pétiole. L'endoderme n'est jamais bien net, particulièrement au-dessus et au-dessous du système libéro-ligneux.

Dans un premier stade (feuilles 1 et 2: fig. 65), les vaisseaux du bois (v. annelés et spiralés) dessinent un V dont l'angle est très ouvert, et sont disposés au nombre de 10—12, en petites files radiales de 2—3 éléments, séparées par 1—4 assises de cellules parenchymateuses à parois minces; l'ouverture du V est occupée par les petites cellules de la moelle et du tissu vasculaire non différencié; le liber forme une bande doublant extérieurement le V ligneux et se repliant autour de ses extrémités, mais il est interrompu vers le haut, dans la partie médiane.

Dans un 2ème stade (3ème feuille), le V ligneux a pris la forme d'un croissant et ses extrémités se sont recourbées l'une vers l'autre, par suite de la formation de nouveaux vaisseaux ligneux ou libériens dans le tissu vasculaire indifférencié situé entre les branches du V primitif. A ce moment naissent, en direction centrifuge,

le métaxylème (vaisseaux rayés) et, en direction centripète, le métaphloème; cependant il peut se former de nouvelles bandes ligneuses et libériennes entre les bandes radiales primitives.

Dans un 3ème stade (4ème feuille), il s'est formé une assise génératrice libéro-ligneuse fonctionnant comme celle de la tige avec laquelle elle est continue, mais elle est encore interrompue vers le haut, bien que les extrémités des arcs vasculaires se soient encore rapprochées.

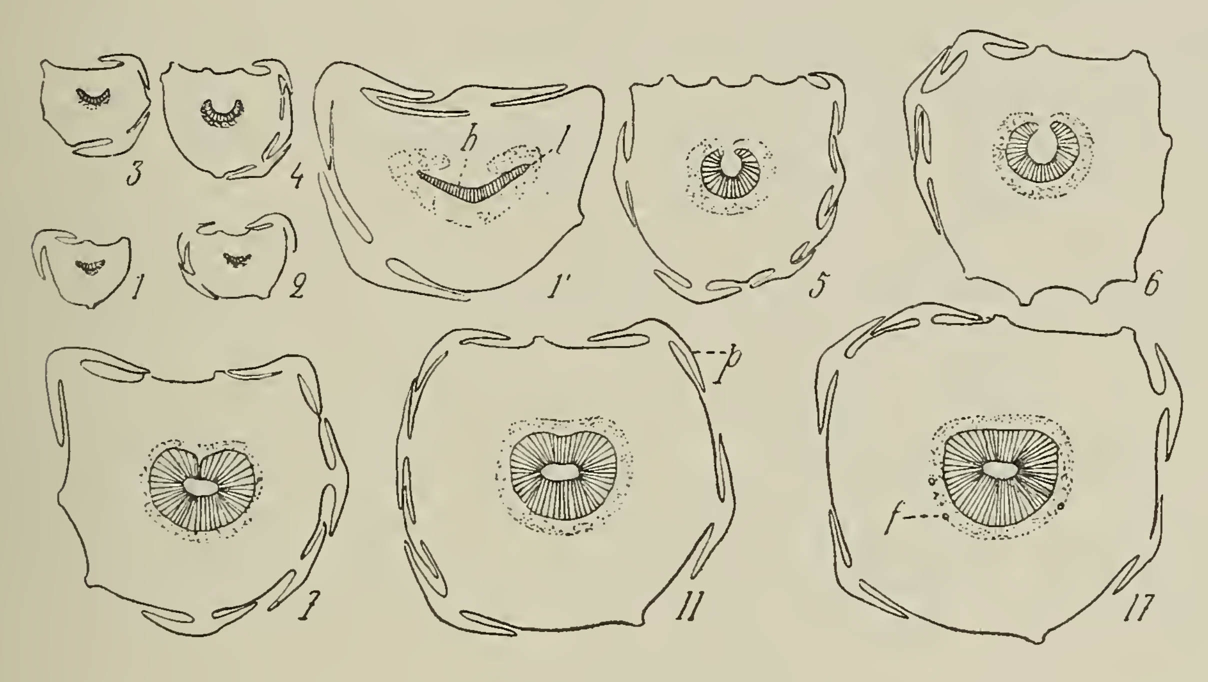


Fig. 65.

Organisation du pétiole de l'*Elaeagnus pungens* ssp. *Simoni* — sections du pétiole foliaire, au voisinage du limbe, de la feuille 1 à là feuille 17; les feuilles étant comptées à partir du sommet du rameau; b, bois; l, liber; f, fibres; p, poils; gr. 15 (1' est un agrandissement de 1).

Dans un 4ème stade (5ème, 6ème et 7ème feuilles), les formations secondaires se sont considérablement épaissies et l'arc vasculaire est presque complètement fermé; enfin, la fermeture complète a lieu dans la 11ème feuille. Quelques fibres péricycliques isolées ou en petits groupes de 2—3 apparaissent ensuite (16ème — 17ème feuilles), dans la région médiane au-dessous de l'anneau vasculaire. C'est aussi à ce moment qu'on voit se former les premiers dépôts d'oxalate de calcium (sable, raphides, prismes); la feuille est alors complètement développée.

La présence d'un système vasculaire en anneau fermé (coupe effectuée à la base du limbe), caractérise, sauf de rares exceptions, les *Elaeagnus* à feuilles persistantes, tandis qu'un arc vasculaire plus ou moins ouvert est particulier aux *Elaeagnus* à feuilles caduques, aux genres *Hippophae* et *Shepherdia*. A ce sujet, il convient aussi de remarquer que si ces deux dispositions (anneau fermé ou arc ouvert) sont en rapport avec la durée des feuilles, elles sont aussi en relation avec leurs dimensions, car, d'une façon générale, ce sont les feuilles les plus petites qui ont un système vasculaire en arc ouvert, ce qui s'explique facilement par des considérations d'ordre mécanique.

Lorsque l'arc demeure ouvert, le développement du pétiole s'effectue comme chez *E. pungens*, mais il s'arrête à l'un des stades déjà décrits et précédant la fermeture complète de l'anneau vasculaire.

Les résultats que nous venons de faire connaître se rapportent tous à la région du pétiole qui avoisine le limbe, mais il y a aussi lieu de rechercher s'il se produit des variations de structure le long du pétiole; or, lorsqu'on opère des coupes à différents niveaux du pétiole dans une feuille quelconque et à divers états de développement, on constate toujours que le système vasculaire est de plus en plus ouvert à mesure que l'on se rapproche de la base de cet organe (initiale de Petit (83)). Ce système est donc toujours ouvert à „l'initiale" et ménage une espèce de boutonnière au-dessus de laquelle est installé le bourgeon axillaire. Cette disposition, jointe à l'absence souvent complète de fibres péricycliques à la base du pétiole, assure ainsi à cette région une flexibilité suffisante pour l'exécution de certains mouvements.

Organisation du limbe. Nous avons étudié la différenciation des tissus du limbe chez *Hippophae rhamnoides, Shepherdia canadensis, Elaeagnus multiflora* et *E. hortensis*. Cette différenciation (fig. 66) s'effectue d'après le mode général décrit par G. Bonnier (11) pour *Camellia indica*, c'est-à-dire que l'on distingue dans une jeune feuille: 1° un épiderme (*ep*); 2° sous l'épiderme un méristème cortical périphérique (*ec*); 3° dans la région moyenne, un méristème vasculaire (*mv*), aux dépens duquel se formeront les nervures et leurs endodermes, ainsi qu'une partie du méso-

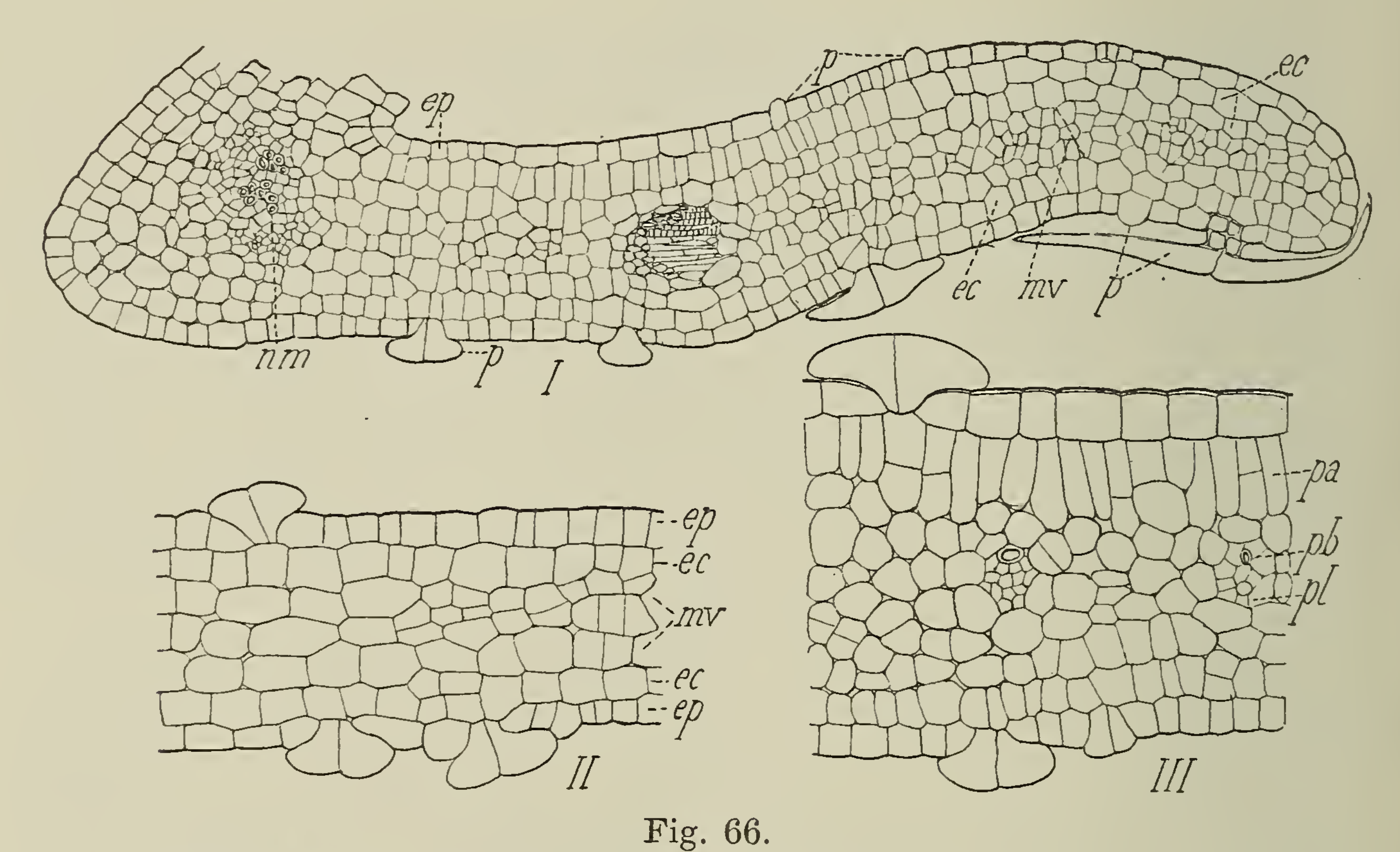


Fig. 66.

Développement du limbe foliaire — I, jeune feuille de l'*Elaeagnus umbellata;* II, feuille de l'*Hippophae rhamnoides,* à un état plus jeune encore qu'en III; ep, épiderme; p, poil; ec, région corticale; mv, méristème vasculaire (en III, on voit l'assise sous-épidermique supérieure s'allonger et se cloisonner pour donner les assises palissadiques; cette différenciation du mésophylle s'effectue alors que la jeune feuille est encore contenue dans le bourgeon: gr. 180.

phylle. Tous ces tissus font suite aux tissus correspondants de la tige. L'étude du développement de la feuille chez les Eléagnacées confirme donc d'une façon complète les règles générales données par l'auteur que nous venons de citer.

En particulier, pour les espèces sus-mentionnées, nous avons fait les observations suivantes:

1⁰ Pour des feuilles très jeunes, le méristème cortical a: 2 assises de cellules à la face supérieure et à la face inférieure de la feuille chez *E. umbellata* (fig. 66, I); 1 assise à la face supérieure et 2 assises à la face inférieure chez *Hippophae rhamnoides* et *Shepherdia canadensis*; et 3—4 assises sur les 2 faces chez *E. pungens*. Les feuilles de cette dernière espèce se laissent donc déjà reconnaître, dès le bourgeon, à la grande épaisseur de leur limbe.

2⁰ Dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* (fig. 66, II et III), l'assise corticale située au-dessous de l'épiderme supérieur allonge rapidement ses cellules et les cloisonne transversalement pour donner naissance à 2—3 assises de cellules palissadiques. Ces divisions de l'assise corticale supérieure sont très rares dans le genre *Elaeagnus* et la multiplication des cellules du mésophylle se fait principalement dans la région du méristème vasculaire.

3⁰ Le système vasculaire de la nervure médiane reste toujours en arc ouvert dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia* et chez quelques *Elaeagnus*; mais, d'une façon générale, il se ferme plus tôt et plus souvent dans la nervure médiane que dans le pétiole. Chez *E. pungens*, lorsque le pétiole est au stade (1) précédemment décrit (fig. 65), une coupe transversale pratiquée à la mi-longueur du limbe correspondant montre également un V ligneux comme la coupe du pétiole; toutefois, le liber forme déjà une boucle fermée ou presque fermée vers le haut; en outre, du bois primaire ne tardant pas à se différencier entre les branches du V, le système vasculaire constitue ainsi un anneau fermé beaucoup plus vite que dans le pétiole; remarquons aussi que la différenciation du liber précède celle du bois.

4⁰ Dans les petites nervures, le pôle ligneux (premiers vaisseaux du bois) peut se former immédiatement contre l'endoderme ou dans une région plus interne; dans ces deux cas, les éléments du métaxylème et du bois secondaire forment des séries linéaires s'irradiant autour du pôle ligneux, lequel se trouve donc complètement entouré par ces formations lorsqu'il ne touche pas à la gaine de la nervure. Entre le liber et l'endoderme existe généralement une région péricyclique dont les éléments se différencient en fibres dans le plus grand nombre des espèces d'*Elaeagnus*; ces fibres sont très rares à la face dorsale des nervures.

2⁰ Développement et structure des poils.

Des poils en écusson, étoilés ou fasciculés, couvrent toutes les parties aériennes des plantes de la famille des Eléagnacées, du moins quand elles sont jeunes; on en trouve même sur les parties souterraines des drageons et leurs feuilles écailleuses, sur la gemmule de certains embryons, et à l'intérieur des fruits induviés. Ils sont d'origine épidermique, comme l'a reconnu avant nous Rauter (81) chez *Sh. ferruginea* Rauter = *Sh. canadensis* Nutt. et leur développement s'effectue suivant deux modes principaux.

Dans un premier mode (fig. 67), observé chez toutes les Eléagnacées, sauf chez une espèce de *Shepherdia*, la cellule-mère du poil se cloisonne perpendiculairement à l'épiderme, de façon à constituer une seule assise de cellules à disposition radiale; dans un deuxième mode, observé chez *Sh. rotundifolia* seulement, la cellule-mère se cloisonne en outre dans une direction tangentielle, c'est-à-dire parallèlement à la surface de l'épiderme, de manière à former deux assises de cellules superposées.

1er Mode. Les poils apparaissent sur les jeunes feuilles des Eléagnacées alors qu'elles sont encore à l'état de faibles émergences à l'intérieur des bourgeons; ils se développent en premier lieu sur leur face externe ou dorsale, puis un peu plus tard sur leur face interne ou ventrale. Dans un premier stade (fig. 67, *1*), on remarque que certaines cellules épidermiques, surpassant les autres en hauteur, se distinguent des cellules voisines par leur grosseur, par un noyau volumineux pourvu d'un nucléole et par un contenu plus dense: ce sont les cellules initiales des poils.

Dans un 2ème stade (*2*), on voit que la cellule initiale s'est diamétralement divisée en deux autres cellules; dans un 3ème stade (*3*), il s'est produit deux autres cloisonnements perpendiculaires au premier, de sorte que la cellule-mère est découpée en 4 cellules quadrants. A partir de cet instant, chacun des 4 quadrants va se diviser un certain nombre de fois par des cloisons radiales perpendiculaires à la surface des parois auxquelles elles aboutissent et le poil comprend successivement 4 . 8 . 16 . . . . cellules lorsque les divisions se font très régulièrement. Pendant que s'effectuent ces cloisonnements, il s'en produit d'autres dans les cellules épidermiques avoisinantes et dans les tissus sous-jacents, de sorte que la cellule initiale, primitivement en forme de coin, pressée latéralemen tet vers sa base, glisse peu à peu au-dessus de l'épiderme à la façon d'un noyau de cerise comprimé entre les doigts. A mesure qu'elle se libère, elle se dilate et forme un disque (*4*—*6*), lequel pourra être ultérieurement soulevé plus ou moins haut par un pédoncule dont les cellules superficielles seront d'origine épidermique et dont les cellules centrales proviendront du cloisonnement de la première ou même de la deuxième assise de cellules au-dessous de l'épiderme.

Le stade auquel nous venons de nous arrêter (disque cloisonné, rappelant grossièrement la forme d'une tomate [*6*]) est le point de départ commun à différents modes évolutifs:

1^0^ Dans un premier cas, les cellules se subdivisent suivant leur longueur, en même temps qu'elles s'allongent, de manière à rester fortement cohérentes entre elles et à constituer des disques arrondis (*7*—*9*), bordés de courtes pointes formées par les extrémités libres des cellules (poils d'*Elaeagnus* décrits par de Bary). Lorsque les poils sont très nombreux et rapprochés, ils sont souvent gênés dans leur développement par les pédoncules des poils voisins et leurs disques portent fréquemment une ou plusieurs échancrures sur leur marge (*9*). Pendant les cloisonnements de ces poils, il faut remarquer que les noyaux demeurent vers le centre

des cellules. Les membranes cellulaires peuvent rester minces ou s'épaissir suivant les espèces; généralement cellulosiques, elles sont en certains cas (grosses écailles de la tige de l'*Elaeagnus pungens*) légèrement lignifiées vers le centre du poil; le plus souvent incolores, elles sont verdâtres chez *E. hortensis* et prennent assez fréquemment une teinte jaunâtre lorsque le poil se remplit de produits bruns. Leur épaississement est inégal sur le pourtour

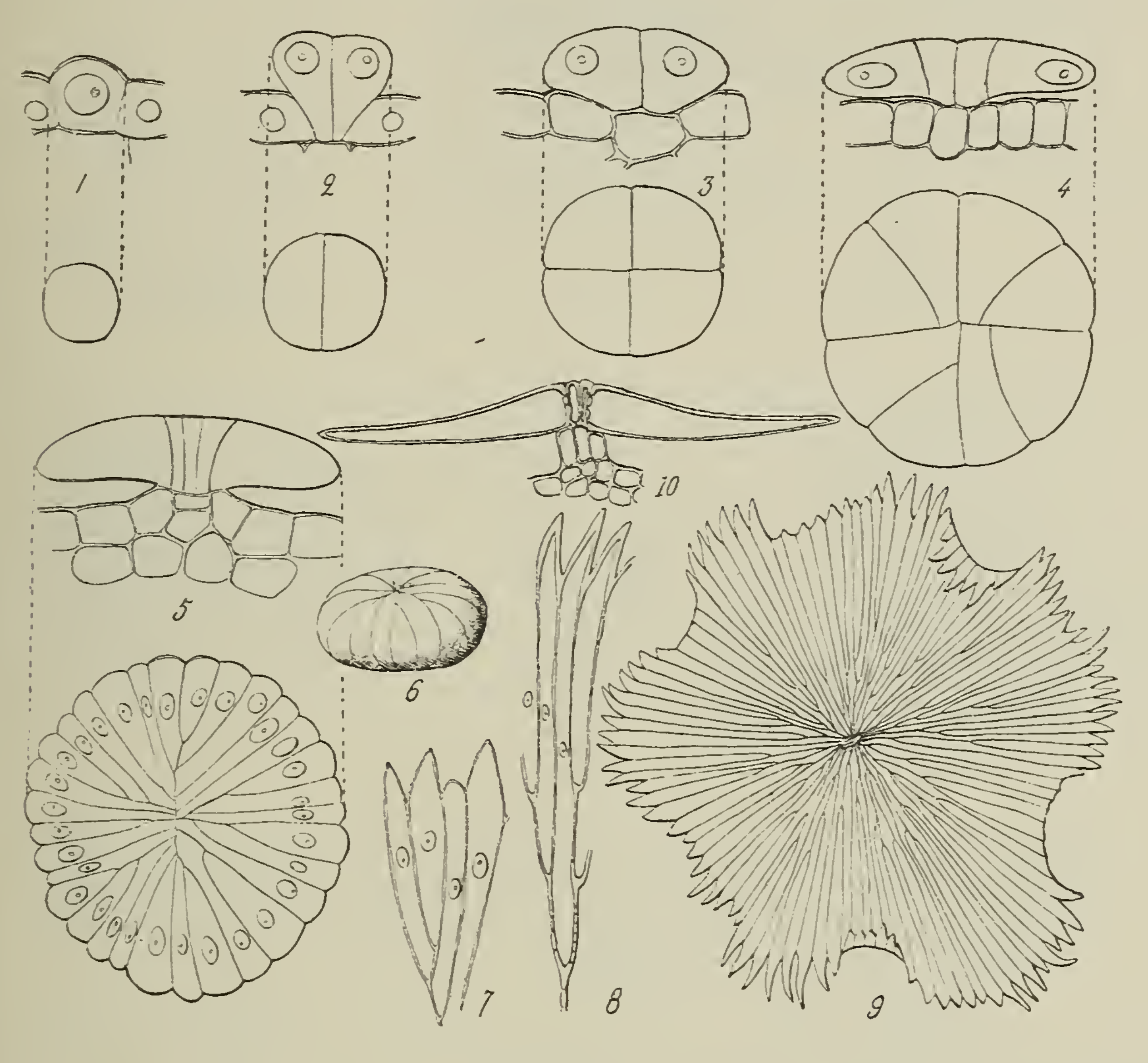


Fig. 67.
Développement des poils des Eléagnacées (*Hippophae rhamnoides*) — de 1 à 8. stades successifs du développement d'un poil au grossissement de 180; 9, poil en écusson complètement développé: gr. 100; 10, coupe diamétrale de ce poil.

des cellules; il est plus fort à la face supérieure qu'à la face inférieure (insolation inégale); il est faible sur les parois latérales et il est surtout accentué à leurs extrémités (marge et centre du disque). Lorsque les poils sont superposés en plusieurs couches, ce sont les plus superficiels qui ont les parois les plus rigides. Ils sont plus grands, plus fermes sur les fruits et les tiges que sur les feuilles et les fleurs; toutefois dans certaines espèces (*Hippophae rhamnoides*), leurs parois demeurent toujours très minces.

Les disques des poils ou écailles sont généralement plats et légèrement bombés au-dessus du pédoncule (*H. rhamnoides, Shepherdia argentea,* beaucoup d'*Elaeagnus*), mais ce type peut présenter d'intéressantes modifications surtout dans sa région centrale:

a) Dans les espèces où le poil a des parois épaisses (*E. pungens, Sh. canadensis*), la partie centrale du disque forme un dôme très saillant (fig. 68, I et II), car les cellules augmentent de hauteur dans cette région en produisant de nombreuses ramifications qui s'enchevêtrent les unes dans les autres de

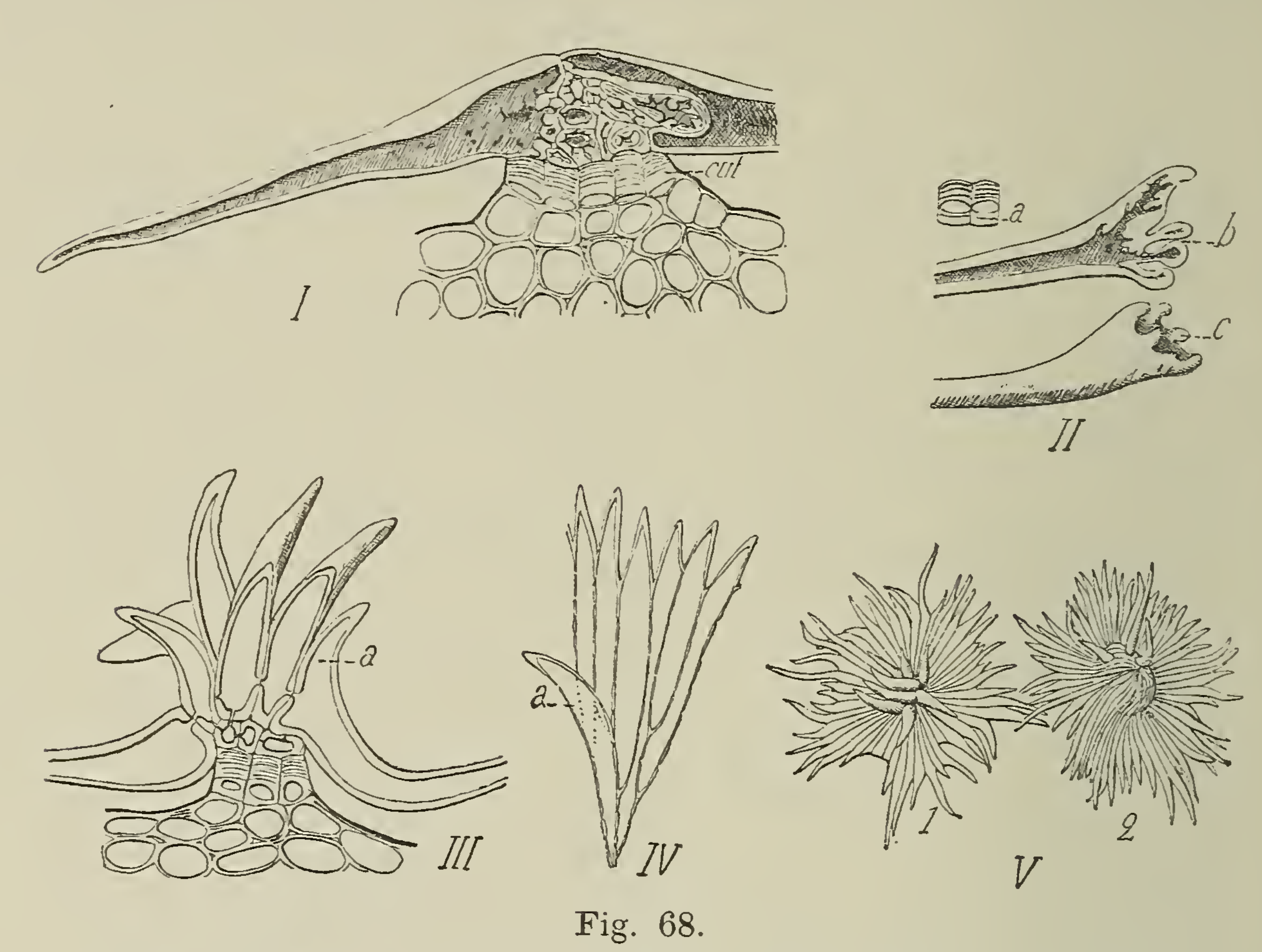


Fig. 68.

Poils des *Elaeagnus* — I, coupe d'un poil en écusson (simple) de l'*E. pungens*; gr. 200; II, une cellule isolée de ce poil montrant les tenons qui l'engrènent avec les cellules voisines vers le centre du poil (b, coupe longit; d, coupe transv.); gr. 200; III, coupe transv. d'un poil en écusson surmonté d'une aigrette; gr. 240; IV, dégagement de la cellule (a) comprimée latéralement par les cellules voisines; V, poils avec aigrettes de l'*E. pungens*.

façon à constituer un solide assemblage. La section diamétrale du poil offre alors dans le centre une structure très compliquée qui, jusqu'à nos propres observations, a été considérée à tort, à la suite des travaux de Rauter (81), comme un tissu de cellules superposées issues de cloisonnements tangentiels dans les cellules primitives du poil.

b) Il arrive parfois (fig. 68, III—IV) que du dôme central du disque s'échappent des pointes libres en nombre très variable (*E. pungens, E. hortensis β orientalis, E. lanceolata, E. umbellata, E. multiflora*), fait déjà signalé par Bachmann (3) pour les deux premières espèces citées. Ces pointes proviennent, soit d'une prolifération des cellules primitives par exagération de la propriété ramificatrice constatée dans le cas précédent (III), soit par l'étranglement de certaines cellules primitives gênées dans leur développement par les cellules voisines (IV): ces cellules ne pouvant s'allonger suivant le rayon du disque, relèvent leur pointe et font saillie, soit au-dessus, soit plus rarement au-dessous de l'écaille, à une distance variable de la marge, mais le plus souvent dans la région centrale. Enfin,

lorsque l'aigrette de cellules s'échappant du centre du poil vient à buter contre une écaille placée au-dessus (*E. yunnanensis*), elle peut donner naissance à un second disque (fig. 69, I) superposé au premier (écailles doubles).

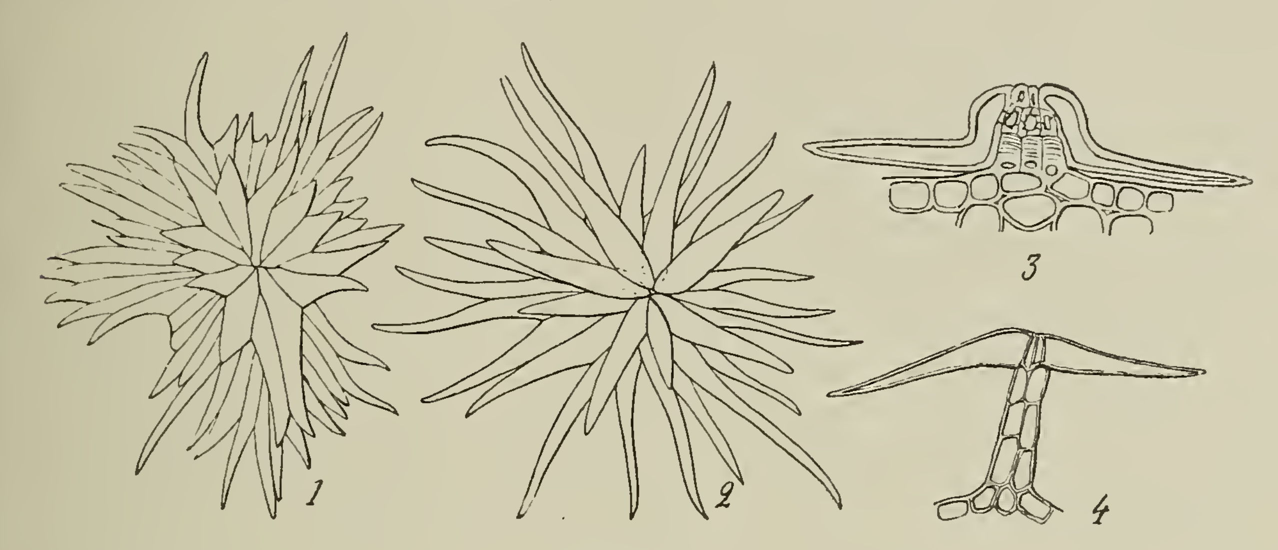


Fig. 69.

Poils des *Elaeagnus* — 1, écaille double de l'*E. yunnanensis*; 2, poil étoilé surmonté d'un fascicule de cellules libres (même espèce); 3, poil écailleux de l'*E. Henryi*, avec un pédoncule emboîté dans le disque du poil; 4, poil longuement pédonculé de *Shepherdia canadensis*.

2⁰ Dans un deuxième cas (fig. 70, *1—4*), les cellules constituant le disque primitif s'allongent rapidement sans subir de divisions longitudinales (les noyaux sont ordinairement situés vers l'extrémité libre des cellules), et l'on obtient des poils plus ou moins étoilés, composés d'un nombre variable d'éléments, de

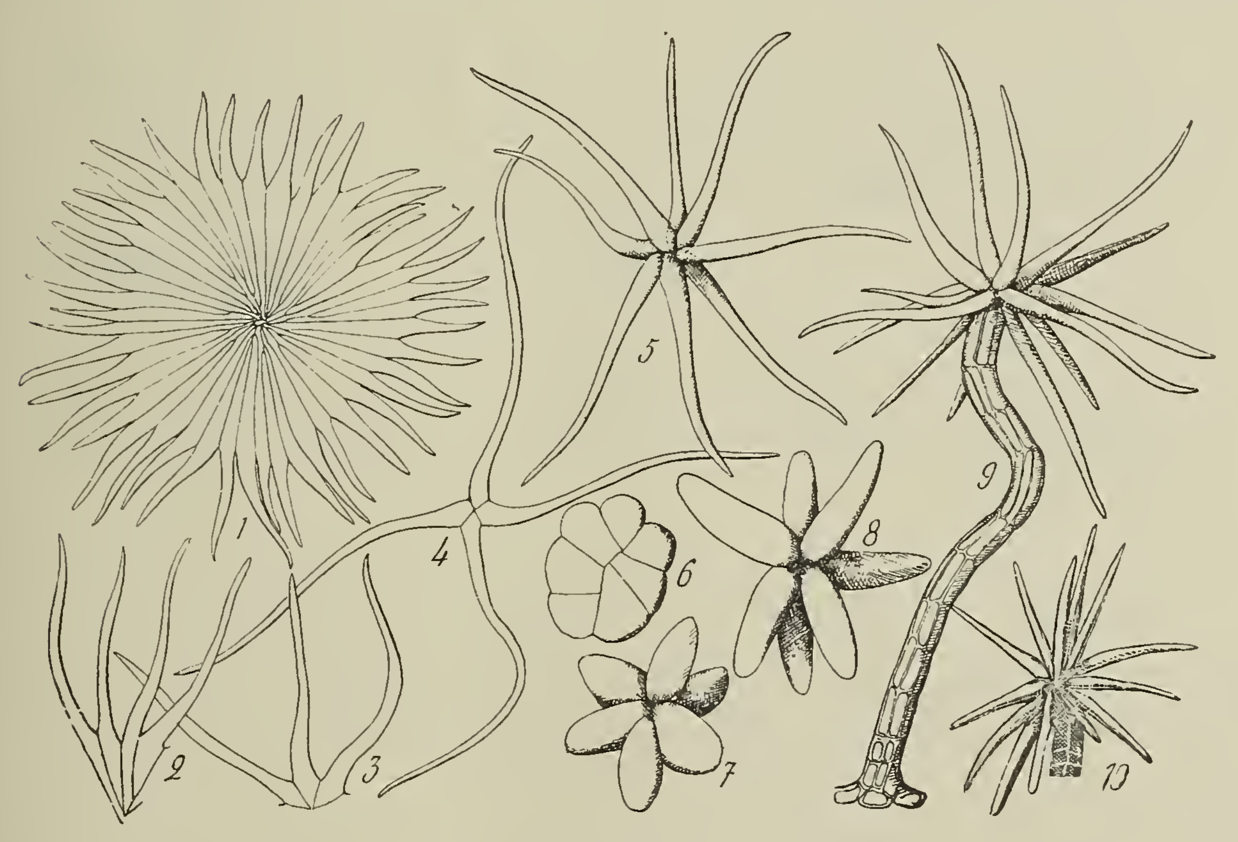


Fig. 70.

Poils des Eléagnacées — 1—4, poils en écusson et étoilés de l'*Hippophae rhamnoides*; 5, poil fasciculé de l'*Elaeagnus umbellata*; 6—8, développement d'un poil fasciculé de *Shepherdia canadensis*; 9—10, poils fasciculés longuement pédonculés de l'*E. Grijsii*.

4 à 60 environ. Lorsque la feuille est couverte de plusieurs couches de poils, comme à la face inférieure des feuilles de l'*H. rhamnoides*, on remarque que les poils les plus extérieurs ont la forme de disques arrondis et qu'ils sont de plus en plus étoilés et simples

à mesure que l'on se rapproche de l'épiderme. Sous cet épais revêtement, formé de 4 à 5 assises de poils, serpentent les longues cellules de poils parfois réduits à 4 éléments, tandis que les écailles superficielles comptent de 60 à 120 éléments. On trouve donc tous les degrés intermédiaires entre ces deux formes de poils et, pour les distinguer les unes des autres avec précision, on peut utiliser les conventions en usage en zoologie pour les Echinodermes du groupe des Astérides, soit par le rapport R/r dans lequel R représenterait le plus grand rayon (du centre à la pointe libre des cellules) et r le rayon du disque plein.

3° Enfin, dans un troisième cas (fig. 70, *5—10*), les cellules se développent dans des plans différents de façon à constituer des poils fasciculés. Les noyaux se portent alors contre la face supérieure du disque primitif et les cellules s'allongent vers le haut, non parallèlement à la surface de l'épiderme. Les poils fasciculés donnent l'aspect tomenteux aux organes qui les portent. Ils sont, soit courtement pédonculés (*E. hortensis β orientalis*), soit portés par un pédoncule long et étroit comme *E. Grijsii*. Leur nombre peut augmenter avec la richesse de la nourriture et les soins culturaux, ainsi que nous l'avons déjà mentionné.

2ème Mode. Ce mode (fig. 71) ne s'observe que chez *Shepherdia rotundifolia*. Il se forme d'abord un disque saillant divisé en 4 segments, comme dans le premier mode, ensuite chacun de ces segments se cloisonne obliquement (fig. 71, *2—4*) de façon à cons-

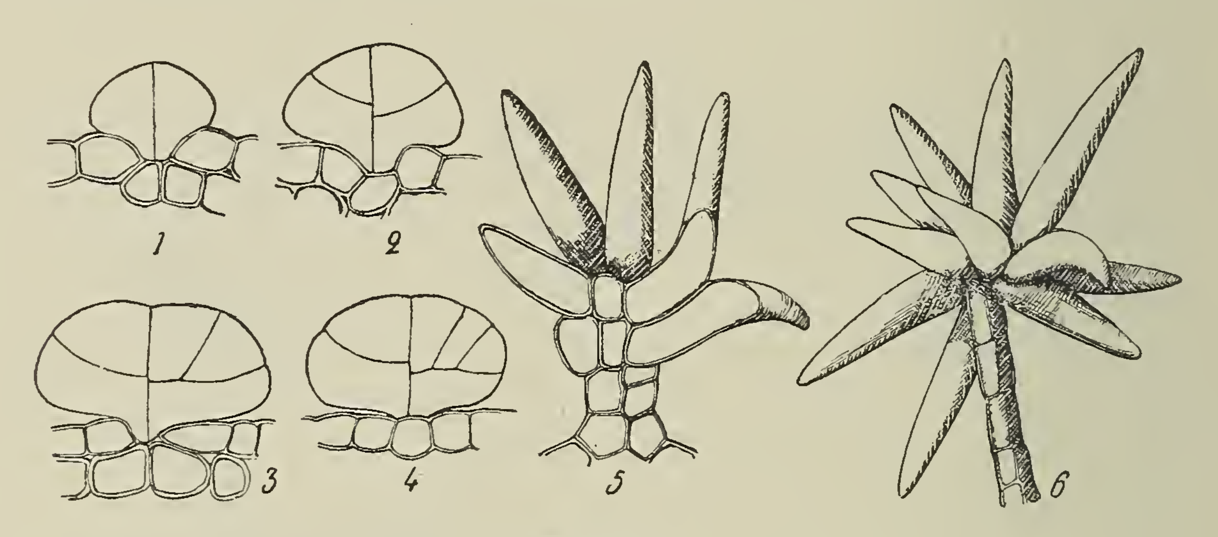


Fig. 71.
Développement de certains poils fasciculés de *Shepherdia canadensis;* gr. 180.

tituer deux étages de 4 cellules. Assez souvent, il ne se produit pas d'autres divisions, mais il peut aussi se former des cloisons radiales dans ces huit cellules primitives. Les cellules ainsi délimitées s'allongent ensuite en tous sens et constituent des poils fasciculés (fig. 71, *5—6*), supportés par de longs pédoncules qui sont des émergences épidermiques.

Rem. Des poils bicellulaires de structure spéciale seront étudiés avec le noyau de l'induvie.

Contenu, durée et chute des poils. Les jeunes poils ont un contenu clair; parfois ils se remplissent très rapidement de produits tanniques colorés qui leur donnent des teintes variant du jaune clair au brun foncé et au rouge

cuivreux. C'est à ces poils que les bourgeons, les tiges et le dessous des feuilles doivent leurs colorations. Les poils ne contiennent jamais ni oxalate de calcium ni chlorophylle. Ils meurent ordinairement au bout d'un ou deux ans sur les rameaux en se vidant plus ou moins complètement. Lorsqu'ils sont remplis d'air et qu'ils ne contiennent pas de produits bruns, ils sont d'une blancheur éclatante; mais, lorsqu'ils renferment des substances colorées, celles-ci deviennent peu à peu grisâtres sous l'action du soleil. Les poils des feuilles persistent rarement sur le recto du limbe, lequel est généralement glabre chez les feuilles adultes, tandis qu'ils demeurent vivants sur le verso jusqu'à la chute de l'organe. Le dépérissement du poil est lié, comme nous le savons déjà, à la cutinisation des parois de son pédoncule; lorsque celui-ci est court et épais, le disque se détache après gélification de la lamelle mitoyenne qui l'attache au support; mais, lorsque le pédoncule est grêle, il est partiellement entraîné, lui-même, par l'écaille dans sa chute.

3° Développement des stomates.

Les stomates (fig. 72) se développent d'une façon uniforme dans les différents genres de la famille des Eléagnacées. Ce développement peut être étudié sur les jeunes feuilles à leur sortie du bourgeon, et plus commodément encore sur les

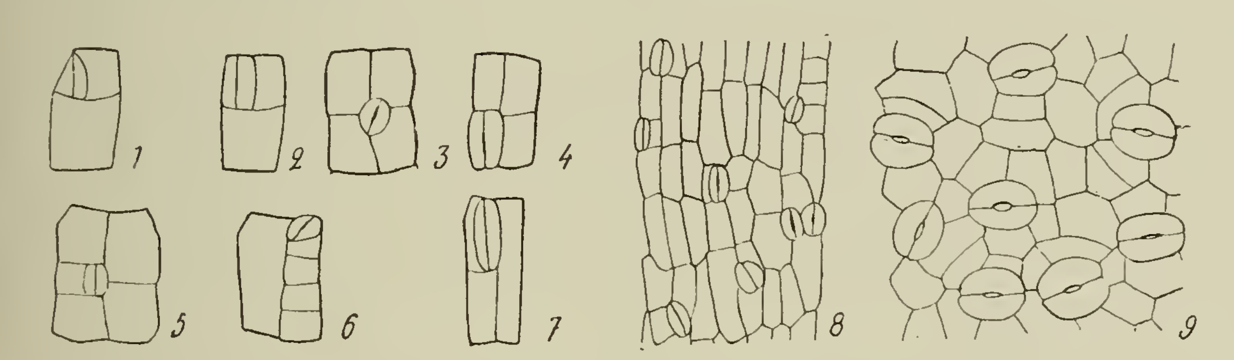


Fig. 72.

Stomates des Eléagnacées. — 1—7, différents exemples de cloisonnement précédant la formation du stomate; 8, épiderme d'un cotylédon de l'*E. hortensis*, au moment de la germination; gr. 60; 9, épiderme inférieur de la feuille de l'*Elaeagnus triflora* ssp. *rigida*; gr. 180.

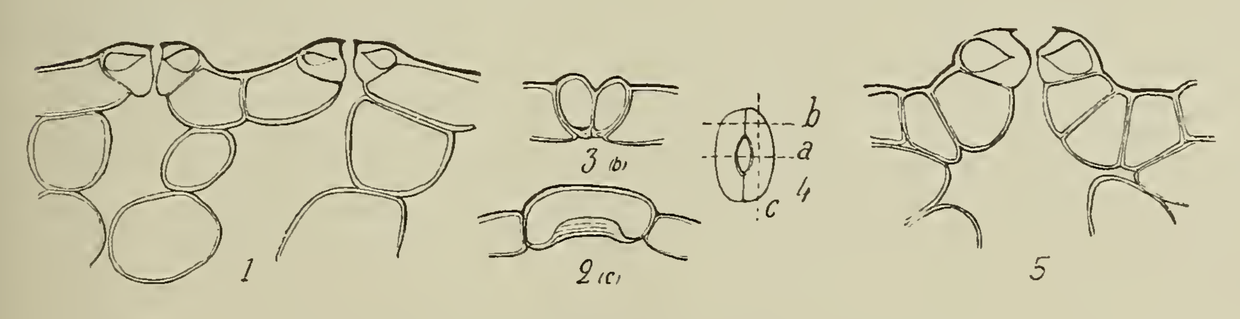


Fig. 73.

Stomates — 1, stomate de l'épiderme inférieur de la feuille de l'*Elaeagnus Bockii;* 2 c et 3 b, coupe de ce stomate suivant les directions c et b de 4; 5, coupe diamétrale d'un stomate de l'*E. macrophylla*.

cotylédons, pendant la germination, car les cloisonnements s'y succèdent d'une façon moins rapide. La cellule initiale se découpe d'abord en 2 ou en 4 segments, puis l'un de ces segments, par un dernier cloisonnement, donne naissance à la cellule-mère du

stomate. Les cellules voisines peuvent se cloisonner à leur tour et le stomate se trouve entouré par un nombre variable de cellules (4—7). Les stomates des Eléagnacées sont donc du type dit renonculacé; leur structure à l'état adulte (fig. 73) sera décrite en même temps que celle des organes qui les portent.

II. Anatomie comparée de la feuille adulte.

Les travaux anatomiques sur les feuilles des Eléagnacées se résument à une courte étude de Lalanne (57) sur *E. orientalis* et sur *E. reflexa.*

La feuille ne présentant pas de caractères anatomiques susceptibles d'établir des divisions génériques dans la famille des Eléagnacées, nous étudierons successivement cet organe dans chacun des trois genres *Hippophae, Shepherdia* et *Elaeagnus.*

Nos observations viennent donc, dans une certaine mesure, à l'appui de l'opinion de Vesque (109) quand il déclare qu' il n'est guère possible de déterminer le genre à l'aide de l'anatomie des tissus, car ce savant botaniste avait surtout en vue l'étude de la feuille; mais, d'autre part, nous savons que cette opinion ne peut être étendue à tous les organes de la plante, car la tige, par exemple, peut fournir de très bons caractères de genres.

Dans nos recherches anatomiques sur la feuille, nos coupes ont été pratiquées: pour le pétiole, à la base du limbe (caractéristique de Petit (83); pour la nervure médiane, à sa mi-longueur; pour le parenchyme foliaire, à mi-distance de la nervure médiane et de la marge du limbe; pour la marge, dans la région moyenne de la feuille; des sections longitudinales ont été aussi effectuées dans le pétiole et la nervure médiane, afin de fixer avec certitude la localisation des cristaux et de reconnaître la structure complète des divers éléments.

Nous désignerons par face supérieure de la feuille ou face ventrale celle qui regarde la tige et par face inférieure ou dorsale celle qui lui est opposée; par parenchyme supra-vasculaire celui qui se trouve au-dessus du faisceau libéro-ligneux et par parenchyme infra-vasculaire celui qui est au-dessous; par mésophylle bifacial ou hétérogène celui qui est formé de parenchyme palissadique à la face supérieure de la feuille et de parenchyme lacuneux à la face inférieure; par mésophylle monofacial ou subcentrique celui qui présente du tissu palissadique, mais d'importance inégale, sur les deux faces de la feuille et du tissu lacuneux dans la région moyenne.

A. Genre Hippophae.

Pétiole.

Nous savons que le genre *Hippophae* ne comprend qu'une seule espèce, subdivisée en 3 sous-espèces (cf. Première partie: Systématique, p. 5).

Le pétiole atteint 1,5 mm dans ssp. *eu-rhamnoides,* 3 mm dans ssp. *salicifolia* et il est sensiblement nul dans ssp. *thibetana;*

aussi la description (fig. 74) que nous allons donner d'une section transversale du pétiole ne concerne-t-elle que les deux premières formes.

L'épiderme, non stomatique, recouvert de nombreux poils discoïdes et étoilés, a sensiblement la même hauteur sur tout le pourtour du pétiole; ses cellules sont aussi hautes

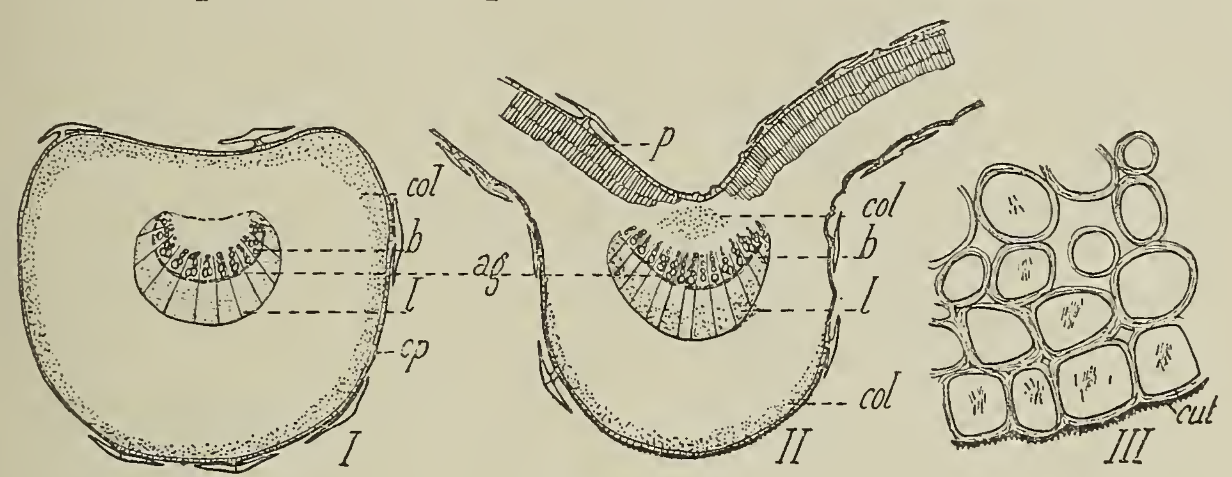


Fig. 74.

Feuille de l'*Hippophae rhamnoides* — I et II, coupes transversales schématiques du pétiole et de la nervure médiane; III, face inférieure de la nervure médiane (cuticule hérissée d'aspérités); gr. 180 — p, palissades; col, collenchyme; b, bois; l, liber.

que larges, recouvertes par une cuticule assez épaisse et granuleuse, et contiennent comme celles de l'épiderme de la tige de nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium.

Le cylindre cortical comprend 6 assises de cellules au-dessus du système vasculaire et 10 au-dessous; les cellules de la région supérieure sont plus petites que celles de la région inférieure, et le diamètre des unes et des autres est d'autant plus court qu'elles sont plus superficielles. Assez intimement unies dans la région sous-épidermique, elles s'arrondissent vers l'intérieur en laissant entre elles de grands méats, à l'intérieur desquels s'insinuent des cellules plus petites. Leurs parois sont minces et abondamment ponctuées; elles contiennent un peu de chlorophylle, quelques grains d'amidon et de l'oxalate de calcium sous forme de sable et de petites baguettes prismatiques. L'endoderme est peu distinct et médiocrement amylifère; ses cellules sont un peu plus allongées que les cellules voisines; mais, pour le distinguer avec quelque netteté, il convient d'employer des matériaux frais et de ne pas dissoudre les contenus cellulaires, car il forme alors un anneau de couleur grisâtre, assez apparent.

Le péricycle est large de 3—4 éléments dans la région médiane inférieure; il est plus étroit vers le haut et ne présente jamais de fibres; ses cellules sont collenchymateuses et allongées suivant la longueur du pétiole.

Le système vasculaire est dit en arc ouvert. Les vaisseaux du bois forment des séries radiales triangulaires composées d'une dizaine d'éléments, séparées par des rayons médullaires uni ou bi-sériés et au nombre d'une vingtaine environ. Le liber est représenté par une bande plus large que le bois, coupée par des rayons médullaires simples dépourvus de dépôts cristallins; les parois de ses éléments demeurent minces.

La moelle est formée de petites cellules remplissant l'intervalle compris entre les pointes du croissant vasculaire; elle contient beaucoup d'oxalate sableux, ainsi que la région péricyclique.

Limbe.

Nous étudierons successivement la nervure médiane, le parenchyme foliaire et la marge dans ssp. *eu-rhamnoides*, puis nous comparerons à cette structure celle des sous-espèces *salicifolia* et *thibetana*.

1° *H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides*. — Nervure médiane. — En section transversale (fig. 74, II), la nervure médiane est arrondie en demi-cercle à sa face inférieure et légèrement creusée par un sillon à la face supérieure.

L'épiderme supérieur est formé de cellules hautes de 40 μ environ, étroites, fortement bombées vers l'extérieur, à parois subcollenchymateuses et recouvertes d'une cuticule sensiblement lisse et assez épaisse. Les cellules épidermiques inférieures sont deux fois moins hautes que les précédentes et leur cuticule est hérissée d'aspérités très saillantes. Enfin, il est curieux de remarquer que l'épiderme ne contient plus les aiguilles d'oxalate de calcium qu'il possédait dans le pétiole et dans la tige.

Le parenchyme supra-vasculaire et le parenchyme infra-vasculaire sont dépourvus de chlorophylle, épais de 4 assises de cellules collenchymateuses, contiennent çà et là, mais surtout à la périphérie, des cellules à tannin et des cristaux d'oxalate de calcium comme dans le pétiole; la gaine vasculaire est assez nette, surtout latéralement; elle renferme quelques grains d'amidon et assez rarement du tannin.

Le système vasculaire ne diffère pas beaucoup de celui du pétiole; il est également en arc ouvert, mais cet arc est moins arrondi et plus étalé latéralement; l'épaisseur relative du liber semble avoir augmenté, et l'on compte un nombre moindre de séries radiales de vaisseaux dans l'arc ligneux. Le péricycle demeure dépourvu de fibres et la région médullaire paraît plus restreinte.

— Petites nervures. — Les petites nervures sont recouvertes par toute l'épaisseur du parenchyme palissadique et ne sont séparées de l'épiderme inférieur que par une ou deux assises de cellules; leurs gaines sont très nettes, généralement riches en petits prismes obliques d'oxalate de calcium; l'importance croissante du liber est encore ici accrue et l'on n'observe jamais de fibres de soutien.

— Parenchyme foliaire. — L'épiderme supérieur du limbe (fig. 75, I), dépourvu de stomates, porte de nombreux poils en écailles se recouvrant par leurs bords quand la feuille est jeune, puis devenant peu à peu tangents à mesure qu'elle s'agrandit, car il ne se produit pas de nouveaux poils. Le pédoncule du poil est formé d'une seule assise de cellules courtes

(4—5, disposées autour d'une cellule centrale); les parois de ces cellules ne tardent pas à se cutiniser et le disque du poil qu'elles supportent, privé de nourriture, dépérit bientôt en se remplissant d'air. Vues de face, les cellules épidermiques proprement dites sont à contour convexe, recticurviligne, sensiblement isodiamé-

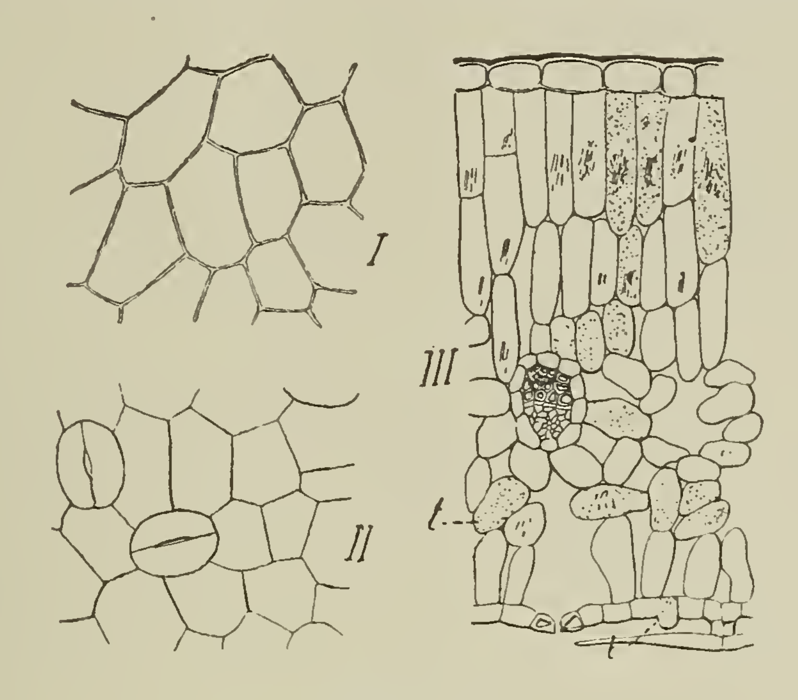


Fig. 75.
Feuille de l'*Hippophae rhamnoides* — I, épiderme supérieur; II, épiderme inférieur; gr. 180; III, coupe transversale du limbe; t, cellules tannifères; gr. 80.

triques et de dimensions à peu près entièrement indépendantes de celles des feuilles (diamètre moyen: 30—40 μ). Elles sont plus hautes que larges (hauteur, 35 μ) et protègent ainsi efficacement les tissus sous-jacents contre une trop vive insolation; leurs parois externes sont particulièrement épaissies et un peu collenchymateuses; une cuticule mince et légèrement bosselée les recouvre.

L'épiderme inférieur (fig. 75, II) est revêtu de plusieurs couches de poils (3—4); les plus externes sont formées de grosses écailles plus ou moins arrondies (30—190 cellules), et les plus internes, de poils d'autant plus étoilés et plus simples qu'ils sont plus voisins de l'épiderme; les plus réduits d'entre eux ont de 4 à 6 cellules très allongées. Ces poils sont incolores et donnent aux feuilles un aspect argenté; cependant, vers la fin de l'été, quelques-uns des plus externes accumulent des substances brunes, tanniques, qui, peu à peu, font prendre une teinte roussâtre à la face inférieure du limbe. L'épiderme inférieur n'est pas uni et plan comme celui de la face ventrale; il est très bosselé, car il se relève fortement autour de la base des poils; vues de face, ses cellules sont de même forme et de même grandeur que celles de l'épiderme supérieur; mais, en coupe transversale, si l'on excepte certains éléments tannifères en forme de courtes papilles, elles sont d'une hauteur environ deux fois moindre. Les stomates, orientés en tous sens (environ 200 par mm²), sont elliptiques, arrondis et bordés par 6—7 cellules annexes plus grandes que les cellules stomatiques; leur ostiole, très étroit, s'ouvre sur un tiers de leur plus grand diamètre (d = 38 μ). Sur une coupe trans-

versale de la feuille, on constate qu'ils sont très exserts et que leurs cellules de bordure, pourvues d'un bec de cuticule assez prononcé, sont moins hautes que les cellules annexes par lesquelles elles sont débordées.

Le mésophylle (fig. 75, III) a une structure bifaciale; cependant, on trouve contre l'épiderme inférieur des cellules allongées ébauchant une assise palissadique. A la face supérieure, il y a deux assises de cellules nettement palissadiques provenant du cloisonnement transversal des cellules d'une même assise primordiale et occupant plus de la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle (260 μ sur 450 μ). Les cellules de la première assise sont de longueur très inégale et certaines d'entre elles pénètrent très avant dans la seconde assise. Au-dessous des palissades est une 3ème rangée de cellules médiocrement allongées et de forme ellipsoïde. Le tissu lacuneux, très dense, est épais de 5 à 6 cellules; enfin, contre l'épiderme inférieur s'appuient des cellules étroites, cylindriques, espacées et subpalissadiques. Des aiguilles d'oxalate de calcium peuvent être observées dans toutes les cellules, mais celles des assises palissadiques en sont littéralement bourrées vers la fin de l'automne. Le tannin abonde dans les cellules de la gaine des nervilles et dans la 1ère assise de palissades.

— Marge. — La marge des feuilles, bien protégée contre la dessication par un épais revêtement de poils, ne présente pas de cellules collenchymateuses; en cette région, on trouve deux courtes assises palissadiques qui passent insensiblement à l'unique assise de cellules allongées confinant à l'épiderme inférieur.

2⁰ *H. rhamnoides* ssp. *salicifolia.* Nous considérons cette sous-espèce comme une forme de l'*H. rhamnoides* adaptée au climat chaud et humide du versant sud de l'Himalaya.

En comparant la structure de sa feuille (fig. 75, IV—VI) à celle de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides*, nous relevons les différences suivantes:

1⁰ Le pétiole est plus gros et plus allongé (3—4 mm au lieu de 1,5 mm); son parenchyme cortical est moins collenchymateux et contient, non seulement des aiguilles et du sable d'oxalate de calcium, mais aussi quelques tablettes rhomboédriques.

2⁰ L'épiderme supérieur du limbe est presque glabre: à peine trouve-t-on quelques poils fasciculés au-dessus des nervures; ses cellules sont de même forme, mais plus grandes.

3⁰ L'épiderme inférieur ne porte pas de poils discoïdes; il existe seulement des poils étoilés très simples et des poils fasciculés donnant un aspect tomenteux au dessous des feuilles; les cellules épidermiques proprement dites sont sensiblement de même dimension; toutefois les papilles tannifères sont plus grosses, les stomates plus nombreux et plus petits (280 stomates environ par mm^2; long. du stomate, 25—27 μ).

4⁰ Le mésophylle appartient au même type de structure; il est sensiblement d'égale épaisseur, toutefois, le tissu palissadique est relativement plus développé et peut occuper jusqu'aux $^3/_4$ de l'épaisseur totale, le tissu lacuneux étant réduit

à deux ou trois assises de cellules. Les aiguilles d'oxalate de calcium sont plus nombreuses, plus grosses, et s'accolent parfois sur une grande partie de leur longueur pour former de longues et étroites tablettes.

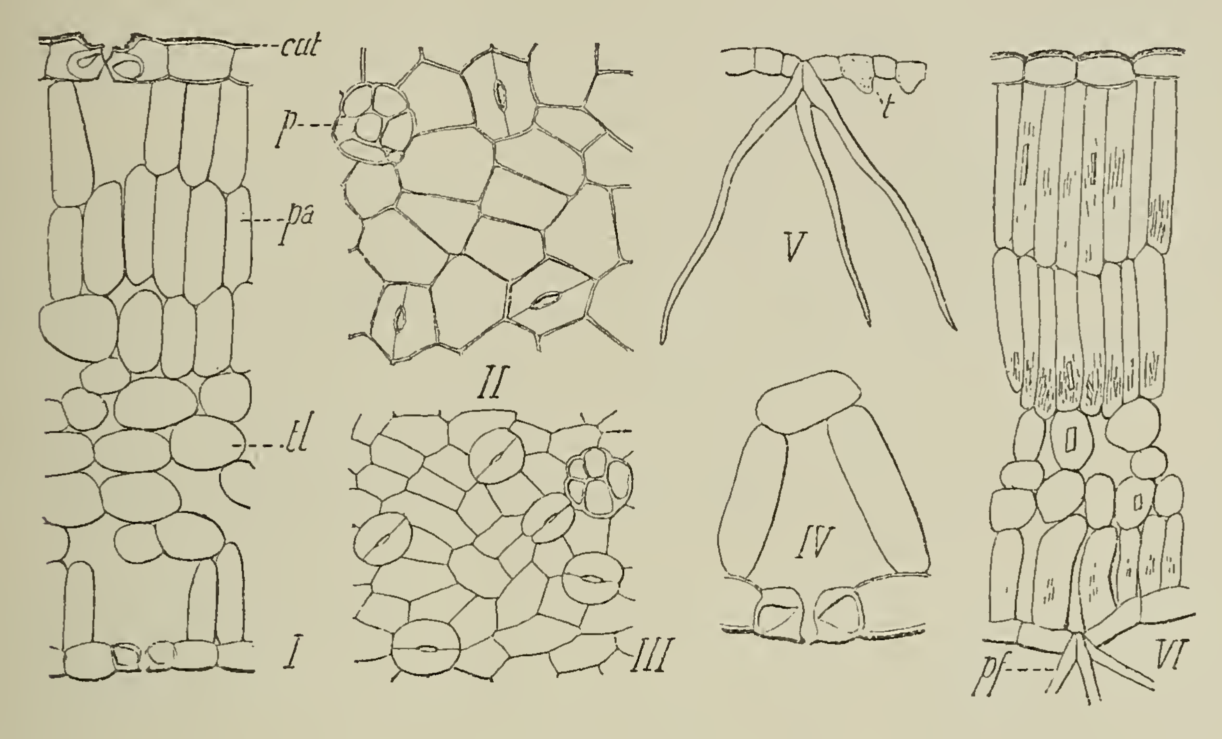


Fig. 76.

Adaptation au milieu — I, coupe transversale du limbe de la feuille de l'*H. rhamnoides* ssp. *thibetana :* II, épiderme supérieur ; III, épiderme inférieur; gr. 180; IV—VI, feuille de l'*H. rhamnoides* ssp. *salicifolia;* V, poil fasciculé de la face inférieure de la feuille; VI, coupe du mésophylle; gr. 80.

En résumé, les principales modifications de structure apportées, croyons-nous, par un air humide et chaud portent sur la forme des poils, le développement des palissades, ainsi que sur le nombre et les dimensions des stomates.

3⁰ *H. rhamnoides* ssp. *thibetana.* Nous avons étudié deux spécimens de cette plante, recueillis par Hooker au Thibet; l'un, à l'altitude de 3000—4000 mètres; l'autre, à celle de 4500—5000 mètres (no. 103 de l'Herbier du Muséum de Leyde).

Si nous comparons la structure des feuilles de ce premier spécimen (fig. 76, I—III) à celle des feuilles de l'*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides,* nous trouvons d'abord une différence très frappante: c'est qu'elles portent des stomates à leur face supérieure, alors que ces organites font totalement défaut dans la région correspondante des feuilles des deux autres sous-espèces de l'*H. rhamnoides.* La belle saison étant excessivement courte sur les hauts plateaux du Thibet, et la lumière très vive, on comprend que les phénomènes d'assimilation et de transpiration s'y effectuent avec une remarquable intensité et qu'ils déterminent une multiplication du nombre des stomates ,,la fonction créant l'organe''. G. Bonnier (9) dans ses ,,Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin'' a souvent constaté cet accroissement du nombre des stomates; toutefois il est assez rare, surtout chez les plantes ligneuses, de les voir apparaître sur le recto des feuilles.

Mais reprenons notre comparaison: les stomates présentent des becs de cuticule plus prononcés et ne sont point exserts (protection contre la dessication); les poils sont plus abondants et

à peu près également répartis sur les deux faces du limbe (modération de la transpiration); les cellules épidermiques sont de même forme quoique un peu plus petites (diam. moyen: 25 μ); le tissu palissadique comprend également plus de la moitié de l'épaisseur de la feuille, mais les éléments de la première assise palissadique sont plus étroits, plus allongés et le mésophylle est relativement plus épais (intensité de l'assimilation).

En étudiant un autre spécimen de l'*H. rhamnoides* ssp. *thibetana* recueilli à une altitude plus élevée: 4500—5000 mètres, nous avons vu s'accentuer les caractères spéciaux que nous venons de signaler, de sorte qu'ils nous paraissent bien dus à l'influence du milieu (méthode des variations concomitantes). Ainsi, au lieu d'une dizaine de stomates par mm^2 à la face supérieure de la feuille, c'est une centaine que l'on peut compter maintenant sur le même espace et, toutes proportions gardées, le mésophylle s'est légèrement épaissi.

D'autre part, comme au cours de nos recherches morphologiques, nous avons constaté la présence de formes intermédiaires entre ssp. *eu-rhamnoides* et ssp. *thibetana,* nous estimons qu'il convient de réunir ces deux plantes en une même espèce dont elles représenteraient des formes adaptatives.

La présence d'un caractère qualitatif particulier (stomates à la face supérieure du limbe) ne nous paraît donc pas toujours suffisante pour conclure à l'indépendance d'une espèce, et Vesque (106) a grandement raison quand il dit: „la méthode anatomique employée seule est une erreur aussi grave que la méthode purement morphologique"; ajoutons en outre qu'à ces deux méthodes, il est aussi nécessaire d'en adjoindre une troisième qui est la méthode expérimentale (cultures).

Adaptation des feuilles au milieu souterrain.

Les drageons issus des racines traçantes de l'*H. rhamnoides* portent sur leurs parties souterraines des feuilles en écailles, triangulaires et de couleur jaunâtre.

L'étude anatomique de ces feuilles modifiées (fig. 77) montre: 1° qu'elles sont dépourvues de chlorophylle; 2° que les épidermes sont moins hauts que dans la feuille aérienne, et que les cellules de l'épiderme inférieur, plus exposées aux frottements que celles de l'épiderme supérieur, sont aussi celles qui acquièrent les parois les plus épaisses; 3° que le tissu palissadique est absent (toutes les cellules du mésophylle sont arrondies, ont des parois minces et laissent entre elles de grands méats); 4° qu'il ne se forme aucun dépôt cristallin (les dépôts d'oxalate de calcium sont donc bien en relation avec la fonction chlorophyllienne; 5° que l'appareil vasculaire est considérablement réduit; ainsi, la nervure médiane présente seulement une dizaine de vaisseaux du bois, à parois non lignifiées, et le liber est aussi dégradé que le bois; 6° enfin, à côté de ces modifications dues au milieu souterrain et déjà bien souvent signalées chez d'autres plantes, il

en est une autre qui fait exception aux règles générales énoncées par Thomas (98), dans son „Anatomie comparée des feuilles souterraines“ et relative à l'appareil stomatique. En effet, loin de diminuer sur les écailles de l'*H. rhamnoides*, le nombre des stomates semble au contraire augmenter et l'on voit apparaître ces organes sur la face supérieure des feuilles souterraines alors

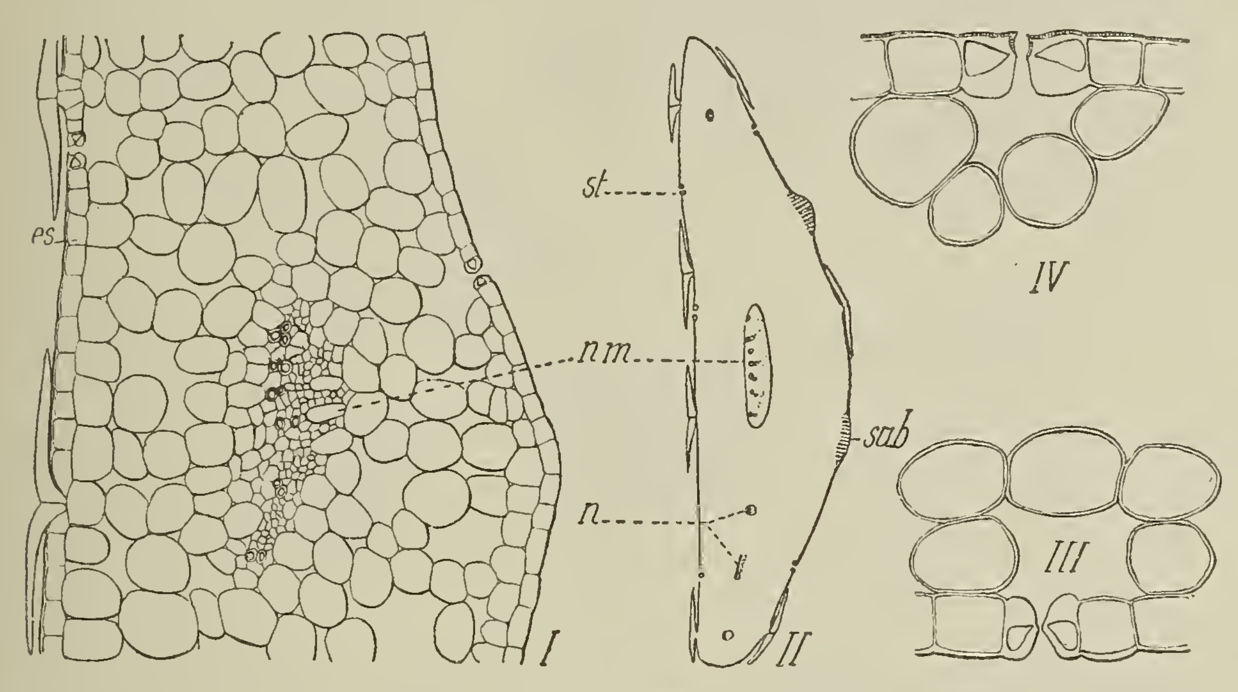


Fig. 77.

Adaptation au milieu souterrain — I et II, coupe d'une écaille souterraine portée par un drageon d'*Hippophae rhamnoides;* III, stomate de la face dorsale; IV, stomate de la face ventrale — es, épiderme supérieur; nm, nervure médiane; st, stomate; sub, liège.

qu'ils manquent dans la région correspondante des feuilles aériennes (*H. rhamnoides* ssp. *eu-rhamnoides*). Pour s'expliquer ce fait, il faut savoir que l'*H. rhamnoides* végète dans les sables et les graviers qui bordent les torrents. Ces terrains découverts s'échauffent beaucoup pendant la journée et les écailles qui recouvrent les drageons seraient calcinées si elles n'étaient le siège d'une abondante transpiration, d'où la nécessité de nombreux stomates.

Cécidies.

Trouessart[1]) a signalé sur les feuilles de l'*H. rhamnoides* la présence d'un Acarien, le *Phytoptus Nalepai.* Ce parasite s'installe le plus souvent au voisinage de la marge foliaire qu'il déforme; le point attaqué est marqué au-dessus de la feuille par une petite concavité tapissée de poil sblanchâtres, et au-dessous par une petite bosse de même coloration que le reste du limbe. Lorsque l'action du parasite se manifeste tout le long de la marge et d'un seul côté de la feuille (fig. 78), celle-ci s'incurve du côté atteint et paraît chiffonnée.

L'étude anatomique de la galle montre: 1⁰ que les poils de l'épiderme supérieur sont plus grands, plus étoilés, à parois plus minces que d'ordinaire; 2⁰ que les cellules épidermiques supérieures

[1]) Trouessart ex A. Nalepa: Neue Phytoptiden: Anzeig. Akad. Wiss. Wien. (1890.)

sont parfois allongées en papilles au milieu desquelles vit le parasite; 3⁰ que le tissu palissadique est remplacé par un tissu incolore

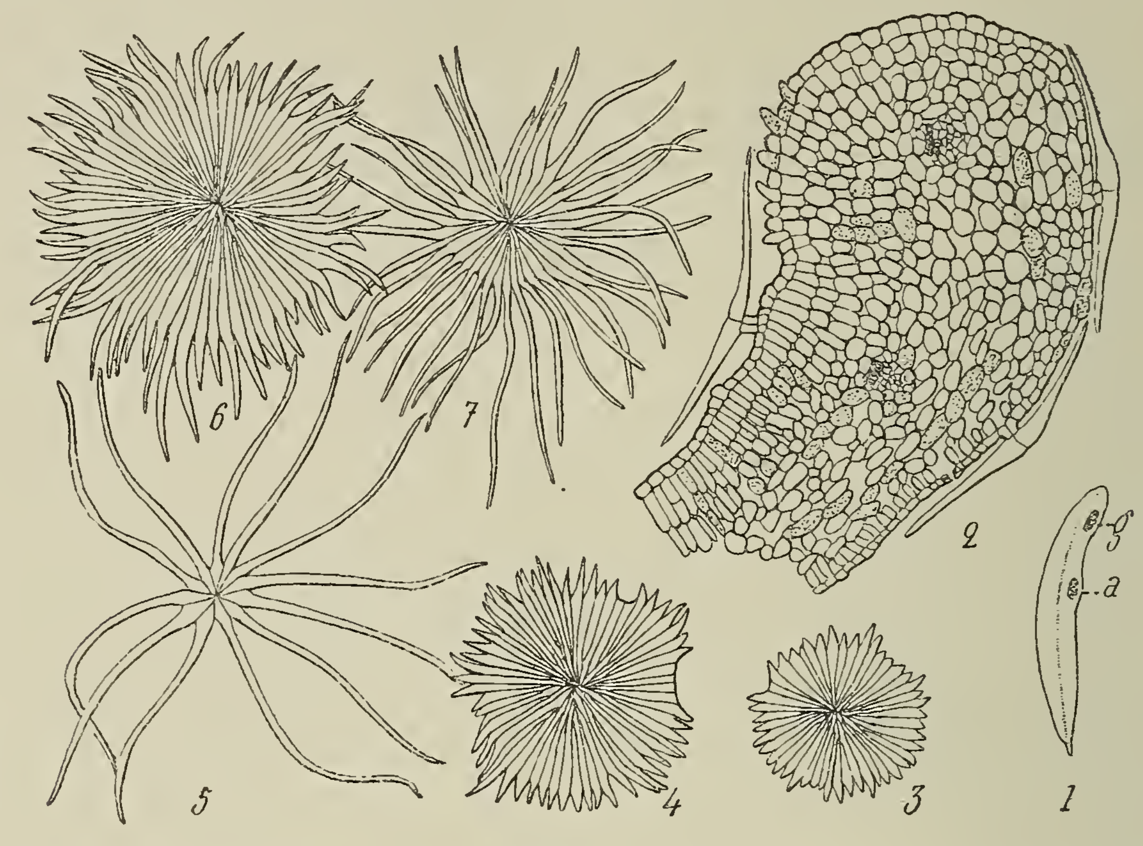


Fig. 78.

Action des parasites — 1, feuille d'*Hippophae rhamnoides* portant deux galles; 2, coupe de la galle (a) de 1; 3, 4, poils de la face supérieure de la feuille dans la région normale; 5—7, poils venant sur la galle.

peu chlorophyllien, formé par de nombreuses assises de cellules sensiblement isodiamétriques; 4⁰ que le mésophylle s'est épaissi, qu'il est devenu moins lacuneux et plus homogène (absence des cellules allongées touchant à l'épiderme inférieur).

B. Shepherdia.[1])

Pétiole.

Les sections transversales du pétiole (fig. 79), faites à la base du limbe (caractéristique), sont de formes assez différentes; elles représentent environ $^3/_4$ de cercle dans *Sh. canadensis* et *Sh. rotundifolia,* et seulement un faible segment de cercle dans *Sh. argentea.* Le bord supérieur est concave dans *Sh. canadensis* et *Sh. argentea,* mais il est plan ou convexe chez *Sh. rotundifolia.*

Les caractères anatomiques de l'épiderme et de ses productions (poils, stomates) permettent de distinguer nettement les 3 espèces de *Shepherdia.*

a) Poils. Les poils de *Sh. rotundifolia* sont fasciculés, formés de larges cellules à parois minces et portés par des pédoncules allongés, étroits, pouvant atteindre une longueur égale à celle du diamètre du pétiole; leur ensemble forme un tomentum épais et laineux.

Les poils de *Sh. argentea* et de *Sh. canadensis* sont discoïdes et étoilés; ceux de *Sh. argentea* sont courtement pédonculés, ont un éclat toujours argenté et abondent sur les deux faces de la

[1]) 3 espèces: *Sh. canadensis, Sh. rotundifolia, Sh. argentea.*

feuille adulte. Dans *Sh. canadensis,* ils ont un pédoncule haut de 1—3 assises de cellules allongées; ils contiennent souvent des produits bruns et n'existent qu'en très petit nombre ou sont même complètement absents à la face supérieure de la feuille.

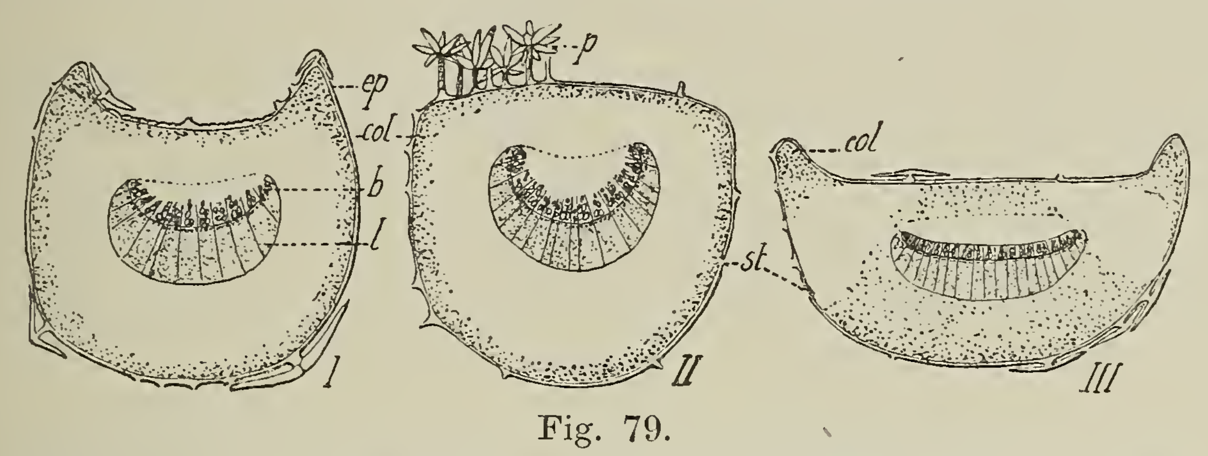


Fig. 79.

Pétiole des feuilles de *Shepherdia* — Coupes transversales schématiques à la base du limbe: I, *Sh. canadensis;* II, *Sh. rotundifolia;* III, *Sh. argentea.*

b) Stomates. Les stomates manquent sur le pétiole de *Sh. canadensis;* ils sont très nombreux (fig. 79) sur tout le pourtour de celui de *Sh. rotundifolia* et sont très rares dans *Sh. argentea* où ils n'existent qu'à la face inférieure.

Les stomates de *Sh. rotundifolia* (fig. 80, III), sont très exserts et confinent à une grande chambre stomatique dans laquelle pénètre la cuticule; ceux de *Sh. argentea* sont peu saillants et la cuticule ne franchit pas leur osticle.

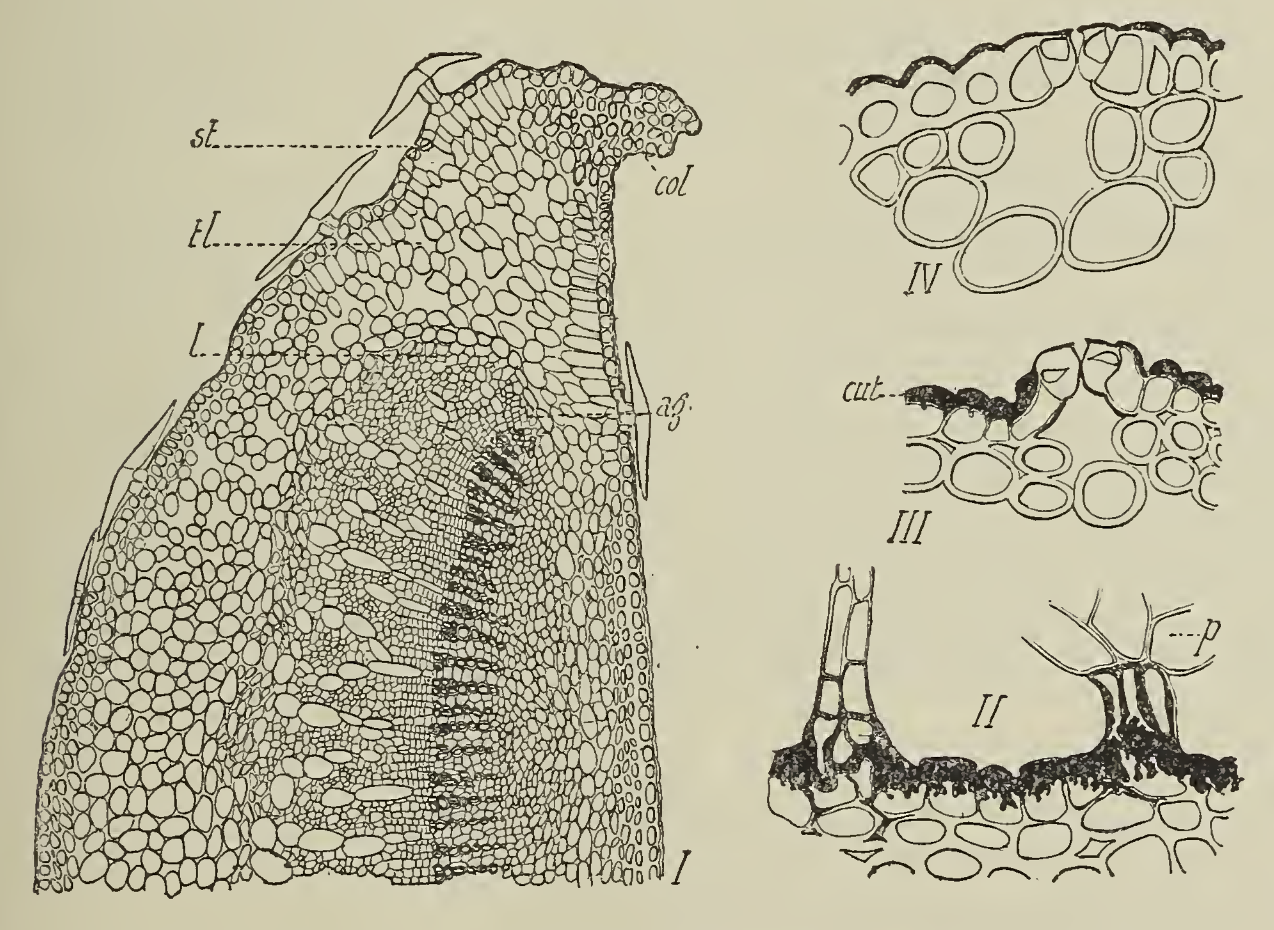


Fig. 80.

Pétiole des *Shepherdia* — I, coupe transversale du pétiole de *Sh. argentea* à la „caractéristique"; gr. 40; II, face supérieure du pétiole de *Sh. rotundifolia;* gr. 180; III, stomate sur la face latérale du pétiole de *Sh. rotundifolia;* IV, stomate du pétiole de *Sh. argentea;* gr. 180.

c) Cellules épidermiques proprement dites. Les cellules épidermiques du pétiole sont toujours fortement bombées vers l'extérieur et sont plus hautes à la face supérieure

qu'à la face inférieure de cet organe. Sur une section transversale, la cuticule est représentée par une suite d'arceaux. Dans *Sh. rotundifolia* (fig. 80, II), son aspect est très caractéristique; elle est très épaisse (10 μ), sensiblement unie vers l'extérieur et hérissée de nombreuses aspérités en forme de stalactites du côté interne. Dans *Sh. canadensis* et *Sh. argentea,* la cuticule est moyennement épaisse (3—4 μ), et elle est lisse des deux côtés. Enfin, il est intéressant de noter qu'il s'établit une espèce de balancement entre l'épaisseur de la cuticule et celle des parois cellulosiques externes; ainsi, ces parois sont de 2 à 3 fois plus minces chez *Sh. rotundifolia* que dans les deux autres espèces de *Shepherdia* dont la cuticule demeure très faible.

Le parenchyme cortical est plus épais au-dessous du système vasculaire qu'au-dessus et offre deux types d'organisation bien différents: 1⁰ Dans *Sh. canadensis* et *Sh. argentea,* les cellules augmentent progressivement de diamètre et prennent des parois de plus en plus minces à mesure qu'elles occupent une situation plus centrale, de sorte qu'il existe un collenchyme périphérique continu. 2⁰ Dans *Sh. argentea* (fig. 80, I) le collenchyme est localisé: aux angles qui bordent le sillon pétiolaire, au-dessus et au-dessous de l'arc vasculaire; il est absent dans la région latérale moyenne où l'on trouve du tissu palissadique et lacuneux comme dans la feuille.

L'endoderme est toujours très indistinct, aussi bien par son contenu que par la forme de ses éléments. L'oxalate de calcium manque dans *Sh. canadensis*; il est représenté par quelques gros prismes clinorhombiques et par des aiguilles dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia.*

Les substances tanniques s'accumulent au voisinage du système vasculaire, et *Sh. canadensis* en est particulièrement riche.

Le système vasculaire est en arc très ouvert. La lame ligneuse est à peine incurvée vers le haut dans *Sh. canadensis* et *Sh. argentea,* mais elle se creuse davantage dans *Sh. rotundifolia.* Le liber, formé d'éléments à parois minces, occupe plus de place que le bois et se montre traversé par de gros rayons médullaires à une seule rangée de larges cellules. Il n'y a pas de fibres dans la région péricyclique. La moelle est représentée par de petites cellules comprises entre les pointes du croissant vasculaire.

Limbe.

Nous étudierons successivement les nervures, le parenchyme foliaire et la marge des feuilles.

— Nervure médiane. — Les nervures médianes (fig. 81) des feuilles des différentes espèces de *Shepherdia* présentent entre elles quelques caractères communs (coupes transversales effectuées dans la région moyenne du limbe): la nervure est concave à la face supérieure et plus ou moins convexe à la face inférieure; l'épiderme supérieur, non stomatique, est formé de cellules étroites, généralement plus hautes et recouvertes d'une cuticule plus épaisse

que celles de l'épiderme inférieur; le système vasculaire est en forme d'arc très ouvert, beaucoup plus ouvert que dans le pétiole; l'assise génératrice libéro-ligneuse est très active; le liber, non collenchymateux, est traversé par des rayons médullaires à larges cellules contenant souvent du tannin; la région péricyclique est toujours dépourvue de fibres; la moelle comprend un petit nombre de cellules étroites et allongées; le parenchyme infra-vasculaire compte 5—6 assises de cellules, d'autant plus grandes et moins collenchymateuses qu'elles sont plus internes. Si l'on passe aux caractères particuliers, on voit qu'ils suffisent pour séparer nettement les 3 espèces de *Shepherdia*.

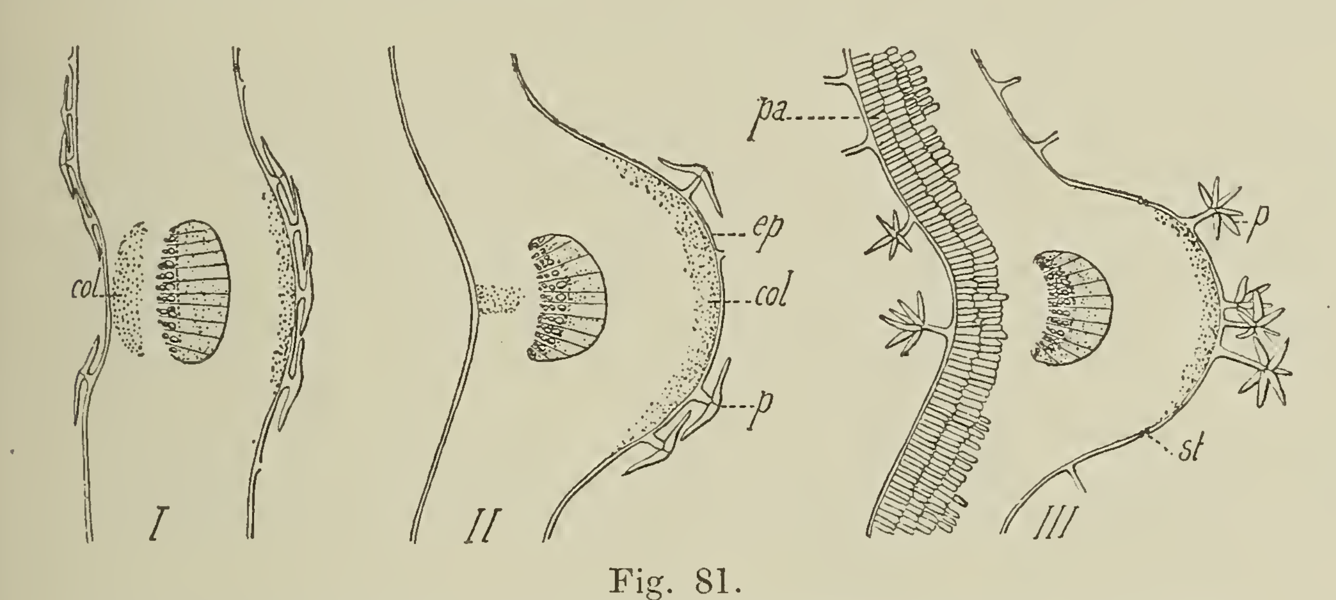


Fig. 81.

Nervure médiane des feuilles de *Shepherdia* (coupes schématiques) — I, *Sh. argentea*; II, *Sh. canadensis*; III, *Sh. rotundifolia* (lettres comme précédemment).

1⁰ *Sh. rotundifolia.* Les deux faces de la nervure (fig. 81, III) sont abondamment recouvertes de poils fasciculés et la face inférieure porte de nombreux stomates. La cuticule est épaisse, hérissée d'aspérités du côté interne comme dans le pétiole; un mucilage est appliqué contre la paroi interne des cellules épidermiques supérieures et sera étudié ci-après.

Le faisceau ligneux, convexe vers le bas, presque plan en dessus, n'est pas recourbé en croissant et son épaisseur est plus grande que celle du faisceau libérien. Il n'y a pas de tissu collenchymateux au-dessus du système vasculaire, mais un tissu palissadique à 3 rangées de cellules chlorophylliennes, continuant celui du parenchyme foliaire.

2⁰ *Sh. argentea.* La nervure médiane (fig. 81, I), à peine proéminente à la face inférieure, porte des poils argentés en écusson sur ses deux faces et quelques rares stomates sur la convexité inférieure. La cuticule est lisse, moyennement épaisse (3—4 μ) et les cellules épidermiques ne contiennent pas de mucilage. Le faisceau ligneux est presque plan au contact du liber et il est voûté en-dessus, au lieu d'être creusé comme dans le pétiole. Le faisceau libérien est très important; il est environ deux fois plus épais que le faisceau ligneux.

Ce caractère est l'indice d'une grande activité chlorophyllienne; cette plante est par conséquent bien adaptée aux régions froides

et humides de l'Amérique du Nord. Le parenchyme supra et infra-vasculaire est très collenchymateux, très peu chlorophyllien et contient quelques aiguilles d'oxalate de calcium comme le parenchyme cortical pétiolaire.

3° *Sh. canadensis.* La nervure (fig. 81, II) est très saillante à la face inférieure et porte sur cette face des poils écailleux incolores ou ferrugineux, mais pas de stomates. La face supérieure est généralement glabre; cependant on peut rencontrer, çà et là, quelques poils étoilés. La cuticule et les cellules épidermiques sont semblables à celles de *Sh. argentea*; le faisceau vasculaire est peu différent de celui de *Sh. rotundifolia*; enfin, on trouve du tissu collenchymateux au-dessus et au-dessous du système conducteur, mais sans oxalate de calcium.

— Petites nervures. — Les petites nervures du réseau vasculaire sont noyées dans le mésophylle et plus proches de la face inférieure des feuilles que de la face supérieure; entourées d'une gaine très nette, riche en tannin, elles ne sont jamais soutenues par du sclérenchyme, et ce caractère qui se retrouve dans quelques espèces d'*Elaeagnus* leur est commun avec les nervures de tout ordre des *Hippophae.* Le bois augmente d'importance relative par rapport au liber à mesure que les nervures deviennent plus petites, et, dans les ramifications ultimes, on ne rencontre plus que des vaisseaux ligneux cheminant sans gaine apparente à travers le tissu lacuneux. Dans *Sh. canadensis,* les nervilles sont surmontées d'une assise palissadique et parfois de 3 assises de petites cellules; au-dessous, elles sont séparées de l'épiderme inférieur par deux assises cellulaires. Dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia,* les assises palissadiques ne sont jamais modifiées au-dessus des nervilles, car celles-ci cheminent au sein d'un mésophylle plus épais.

— Parenchyme foliaire. — a) Epiderme supérieur. Les cellules épidermiques proprement dites (fig. 82), vues de face, présentent un contour très sinueux dans *Sh. canadensis,* tandis qu'elles sont rectilignes dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia*; le contour sinueux est donc corrélatif du manque de poils et semble remplacer ces organes dans leur rôle protecteur contre une trop vive insolation, comme on l'a souvent constaté avant nous pour d'autres plantes.

Sur une section perpendiculaire à la surface du limbe, les cellules épidermiques sont 1° tabulaires, à cuticule mince et dépourvues de contenu spécial (*Sh. canadensis, Sh. argentea*); 2° plus hautes que larges, à cuticule épaisse et pourvues d'un épais mucilage très transparent (fig. 82, I), appliqué contre la paroi interne des cellules (*Sh. rotundifolia*).

C'est Radlkofer (86) qui, le premier, a signalé la présence de mucilages dans les feuilles de certaines plantes: *Genista, Salix, Betula, Daphne* et qui a démontré l'importance en taxinomie du caractère tiré de l'absence ou de la présence du mucilage épidermique. R. Chodat et Ba-

licka-Iwanowska, Mme.[1]) ont fait remarquer que chez les Trémandracées, les feuilles des espèces glabres ou peu poilues étaient dépourvues de cette substance, tandis qu'il s'en trouvait dans les espèces à feuilles pubescentes; de sorte que le mucilage semble jouer un rôle de protection pour le tissu palissadique en même temps qu'il sert de réservoir d'eau. C'est aussi à ces conclusions que nous arrivons, bien que la présence du mucilage soit corrélative d'un revêtement pileux très abondant dans *Sh. rotundifolia*, car, dans leur ensemble, les caractères de cette espèce sont ceux d'une plante très xérophile; nous savons d'ailleurs qu'elle végète sur les hauts plateaux de l'Utah.

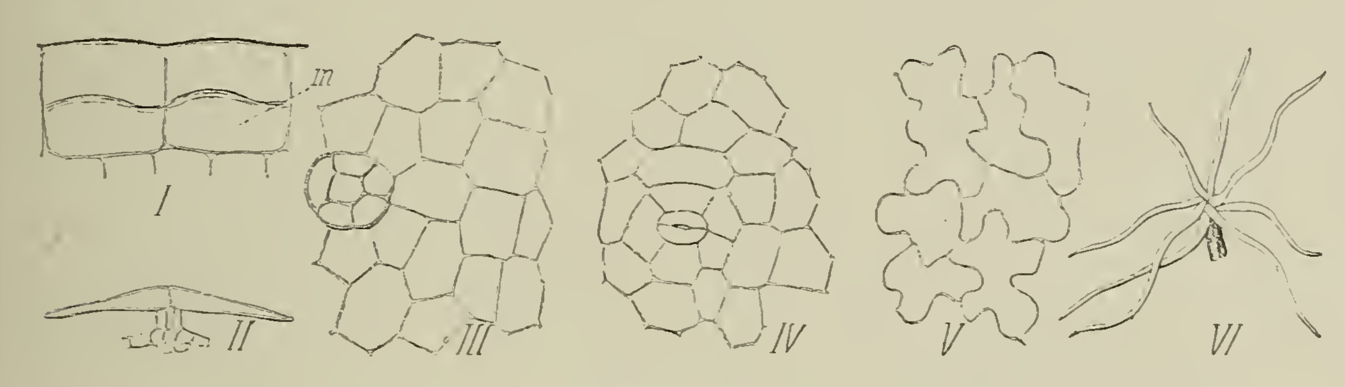


Fig. 82.

Epiderme supérieur des feuilles des *Shepherdia* — I, cellules à mucilage de l'épiderme de *Sh. rotundifolia*; gr. 200; II, poil de l'épiderme supérieur de *Sh. argentea;* III, *Sh. rotundifolia;* IV, *Sh. argentea;* V, *Sh. canadensis*; gr. 150; VI, poil de l'épiderme supérieur de la feuille de *Sh. canadensis.*

Lorsque l'on utilise des matériaux d'herbiers préalablement bouillis et examinés dans l'eau, sans coloration, le mucilage est transparent, et sa surface libre, à l'intérieur de la cellule, est marquée par une ligne très réfringente; cette surface est sensiblement plane et l'on éprouve alors un certain embarras à se rendre compte de quel côté de la cellule ce mucilage est appliqué. On résout cette difficulté en observant la coupe dans l'alcool absolu et en faisant arriver peu à peu de l'eau par les bords de la préparation; on voit alors la ligne de démarcation intérieure se bomber du côté externe par suite du gonflement du mucilage, lequel est donc bien situé contre la paroi interne des cellules, ainsi qu'il arrive d'ordinaire chez les feuilles d'après Valliczek (99). Ce mucilage est celluloso-pectique (action du chloro-iodure de zinc) et se colore assez bien par le rouge de ruthénium.

De nombreux poils recouvrent à peu près également les deux faces des jeunes feuilles des *Shepherdia,* mais il n'en est plus ainsi chez les feuilles adultes. Dans *Sh. canadensis,* les poils de la face supérieure tombent de bonne heure et il ne subsiste plus que quelques poils fasciculés (fig. 82, VI), subsessiles, le long des nervures; dans *Sh. rotundifolia* (poils fasciculés longuement pédonculés) et dans *Sh. argentea* (poils discoïdes ou étoilés et argentés), la face supérieure des feuilles demeure assez bien revêtue.

---

[1]) Chodat et Balicka-Iwanowska, in Bull. de l'Herb. Boissier, Tome I, no. 7, p. 344.

On ne trouve de stomates sur la face ventrale des feuilles que dans *Sh. argentea* (fig. 82, IV). Nous avons déjà signalé le développement remarquable du liber dans cette espèce du nord de l'Amérique; en outre, nous nous souvenons que l'*Hippophae rhamnoides,* dépourvu de stomates à la face supérieure des feuilles, acquiert un nombre de plus en plus considérable de ces organes à mesure qu'il s'élève vers les hauts sommets du Thibet; aussi croyons-nous donner une explication générale et exacte de tous ces faits en les attribuant à un phénomène d'adaptation, occasionné par la brièveté de la belle saison et l'intensité de la lumière dans les régions où ils se produisent. Une lumière vive détermine la formation de cellules palissadiques sur les deux côtés de la feuille et l'on conçoit qu'il se développe aussi des stomates sur l'une et l'autre faces. Les stomates de la face supérieure des feuilles de *Sh. argentea* sont de grandeurs très différentes; leur diamètre peut varier du double à la moitié; ils sont de forme très arrondie, non saillants, à ostiole recouvert par la cuticule jusqu'au fond de l'antichambre, et entourés de 4—5 cellules annexes un peu plus grandes que les cellules stomatiques. En coupe transversale équatoriale, on remarque un ostiole très étroit, limité du côté externe par des replis cuticulaires granuleux ou becs, ne laissant entre eux qu'un passage restreint. Les cellules stomatiques sont moins hautes que les cellules voisines; la chambre sous-stomatique a la forme d'un puits profond limité dans toute sa hauteur par la première assise de cellules palissadiques; quant au nombre de ces stomates, il est très variable suivant les régions du limbe: de 20 à 200 par mm^2.

b) Epiderme inférieur. — Les cellules de l'épiderme inf^r^. (fig. 83) sont moins grandes que celles de l'épiderme supérieur et de contour moins régulier; très sinueuses chez *Sh. canadensis,* elles sont à contour légèrement curviligne dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia*; leur hauteur est d'environ les $^3/_4$ de celle des cellules épidermiques supérieures, sauf dans *Sh. rotundifolia* où elle n'est que d'un tiers. La surface de l'épiderme inférieur est beaucoup moins plane que celle de l'épiderme supérieur; elle se relève au-dessus des nervures, au voisinage des poils et des stomates; en outre, chez *Sh. canadensis,* les cellules épidermiques inférieures sont de hauteur très inégale, et certaines d'entre elles, pleines de tannin, forment de courtes papilles comme dans *H. rhamnoides.*

Les poils qui recouvrent le dessous des feuilles sont de même forme que ceux de la face supérieure; toutefois ils sont plus abondants. Le verso des feuilles est, soit tomenteux (*Sh. rotundifolia,* poils fasciculés), soit uni et argenté (*Sh. argentea,* poils discoïdes et étoilés), soit argenté et ferrugineux (*Sh. canadensis,* écailles brunes et écailles argentées entremêlées).

Les stomates sont très exserts dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia* (fig. 83, IV et VI), mais ils sont au niveau de l'épiderme dans *Sh. canadensis* (fig. 83, V). Ils présentent aussi de notables différences dans leurs formes suivant les espèces.

Dans *Sh. canadensis,* les stomates, vus de face, du côté externe, sont de forme très elliptique; l'ostiole est largement ouvert et bordé d'aspérités cuticulaires; on compte de 4 à 6 cellules annexes, très sinueuses, de 3 à 4 fois plus grandes que les cellules stomatiques et sillonnées par de nombreuses et fines stries qui s'irradient autour du stomate. En coupe transversale équatoriale, les cellules stomatiques sont quadrangulaires, de même hauteur que les cellules annexes et situées au même niveau.

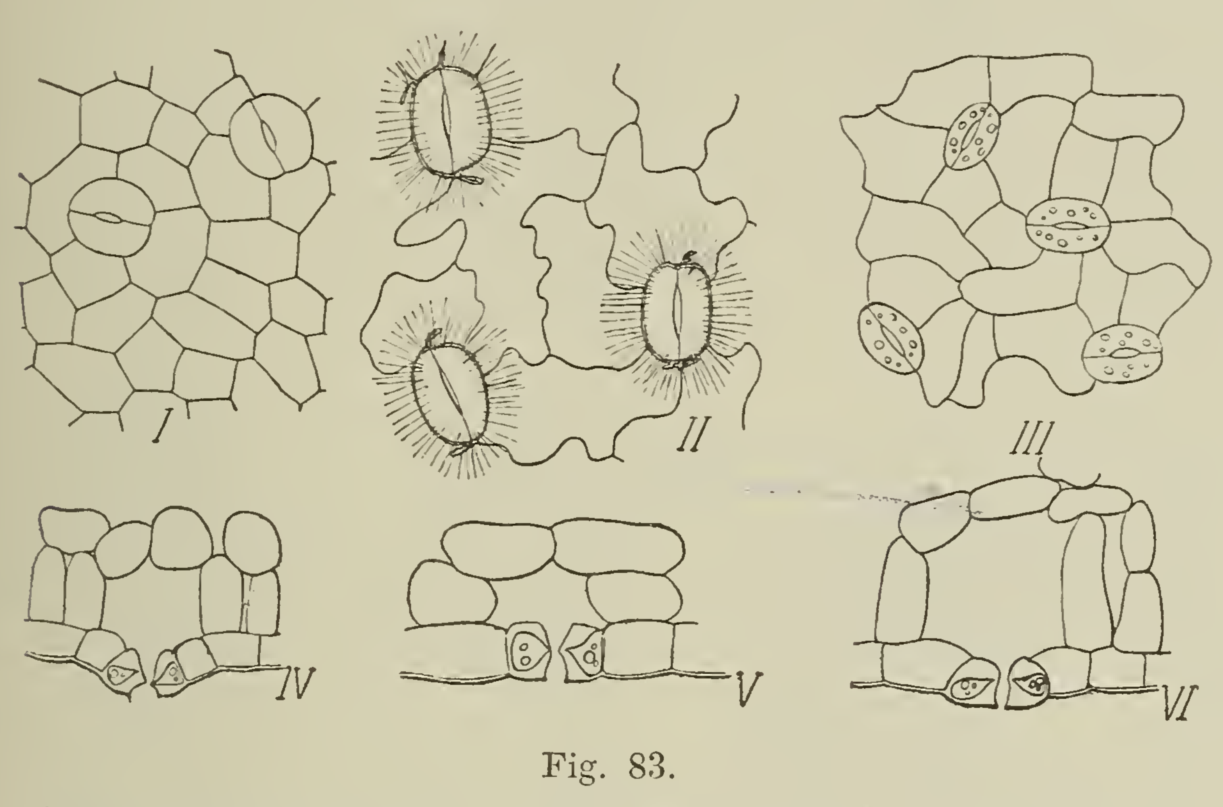


Fig. 83.

Epiderme inférieur des feuilles des *Shepherdia* — I et IV, *Sh. rotundifolia;* II et V, *Sh. canadensis;* III et VI, *Sh. argentea;* gr. 150.

Dans *Sh. rotundifolia* (fig. 83, VI), le stomate paraît très arrondi, presque circulaire; l'ostiole est étroit, lisse sur les bords et de moitié plus court que la ligne de suture; il y a 4—5 cellules annexes, de contour faiblement curviligne et sensiblement égales aux cellules stomatiques. En coupe transversale, les cellules stomatiques présentent des parois fortement épaissies, recouvertes par la cuticule jusqu'au fond de l'ostiole, et font saillie au-dessus de l'épiderme inférieur; la chambre sous-stomatique est haute d'un rang de cellules, allongées perpendiculairement à l'épiderme.

Dans *Sh. argentea* (fig. 83,VI), les stomates sont elliptiques, subarrondis, entourés de 4—7 cellules curvilignes, un peu plus grandes que les cellules stomatiques. En section transversale, les cellules stomatiques, légèrement saillantes, sont moins hautes que les cellules voisines auxquelles elles sont en partie superposées; la chambre sous-stomatique est très vaste, limitée par de grandes cellules palissadiques arc-boutées.

c) Mésophylle. — Le mésophylle présentant des caractères très différents chez les 3 espèces du genre *Shepherdia,* nous le décrirons successivement dans chacune de ses espèces:

Shepherdia canadensis. Le mésophylle (fig. 84, I) est bifacial avec une assise de cellules palissadiques étroites et allongées, occupant environ les $^2/_5$ de l'épaisseur totale. Ces cellules, de

longueurs assez inégales, s'appuient vers l'intérieur sur une rangée de grosses cellules presque isodiamétriques et disposées sans ordre. Le reste du tissu lacuneux est assez compact, formé de cellules d'autant plus étroites et plus allongées parallèlement à la surface de la feuille qu'elles sont plus proches de l'épiderme in-

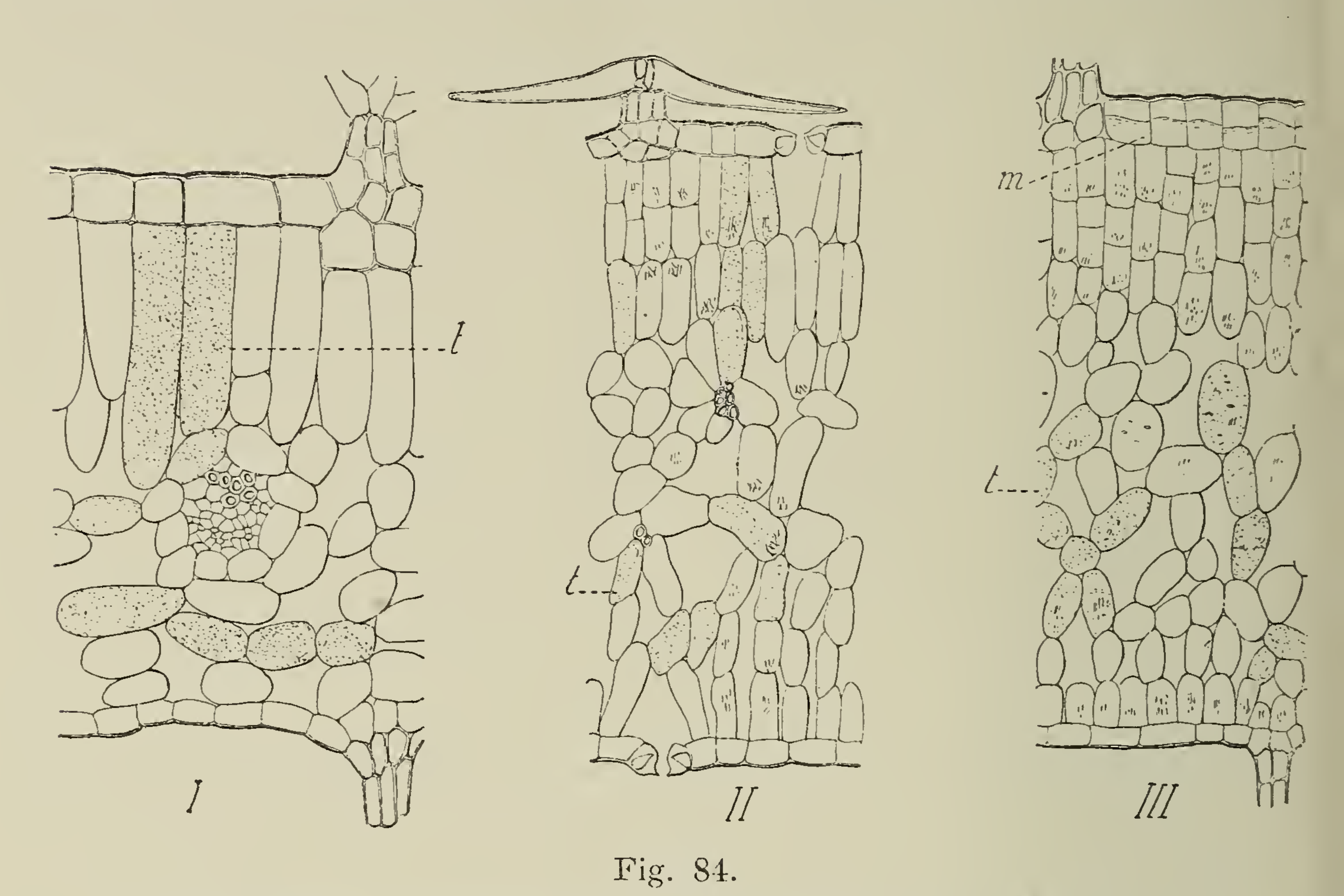


Fig. 84.
Limbe des feuilles de *Shepherdia* — I, *Sh. canadensis;* II, *Sh. argentea;* III, *Sh. rotundifolia;* t, cellules tannifères; m, mucilage; gr. 100.

férieur. Vues sur une section tangentielle de la feuille, elles sont courtement ramifiées et ont souvent la forme d'un ×. Les cellules du mésophylle, sans distinction, comme celles des épidermes, contrairement à ce que l'on observe chez les autres *Shepherdia*, sont toujours dépourvues de cristaux d'oxalate de calcium; le tannin est abondant dans les cellules palissadiques, ainsi que dans les grosses cellules sous-jacentes.

Sh. argentea. Le mésophylle (fig. 84, II) est submonofacial. Au-dessous de l'épiderme supérieur, on voit une première assise de longues cellules palissadiques, le plus souvent cloisonnées vers le milieu de leur longueur et pressées les unes contre les autres; elles s'écartent, en divergeant vers l'extérieur, au-dessous des stomates et limitent de profondes chambres sous-stomatiques. Les palissades s'appuient vers l'intérieur sur des cellules pyriformes, espacées, dont la partie étroite est la plus interne.

La région moyenne du mésophylle est constituée par 2—3 rangées de cellules elliptiques, dirigées obliquement par rapport aux épidermes et laissant entre elles de grandes lacunes. Enfin, contre l'épiderme inférieur, se trouve une rangée de cellules palissadiques arc-boutées les unes contre les autres et délimitant de nombreux méats. La feuille de *Sh. argentea* est donc beaucoup moins consistante que celle de *Sh. canadensis*, et par suite plus

propre aux échanges gazeux. Les aiguilles d'oxalate de calcium abondent dans le tissu palissadique, mais sont assez rares dans la région moyenne du mésophylle.

Sh. rotundifolia. Le mésophylle (fig. 84, III) est submonofacial. Le tissu palissadique supérieur est formé de 4 assises de cellules, environ deux fois plus hautes que larges, et le tissu palissadique inférieur de une ou deux assises de cellules ovoïdes; le tissu lacuneux occupe la région moyenne de la feuille et compte 6—7 assises de grosses cellules de forme assez régulière. Les aiguilles d'oxalate de calcium sont surtout nombreuses au voisinage des épidermes.

— Marge des feuilles. — La marge des feuilles (fig. 85) est dépourvue de stomates; elle est en outre protégée contre les effets d'une trop grande transpiration par de nombreux poils qui se recourbent pour l'envelopper d'une façon par-

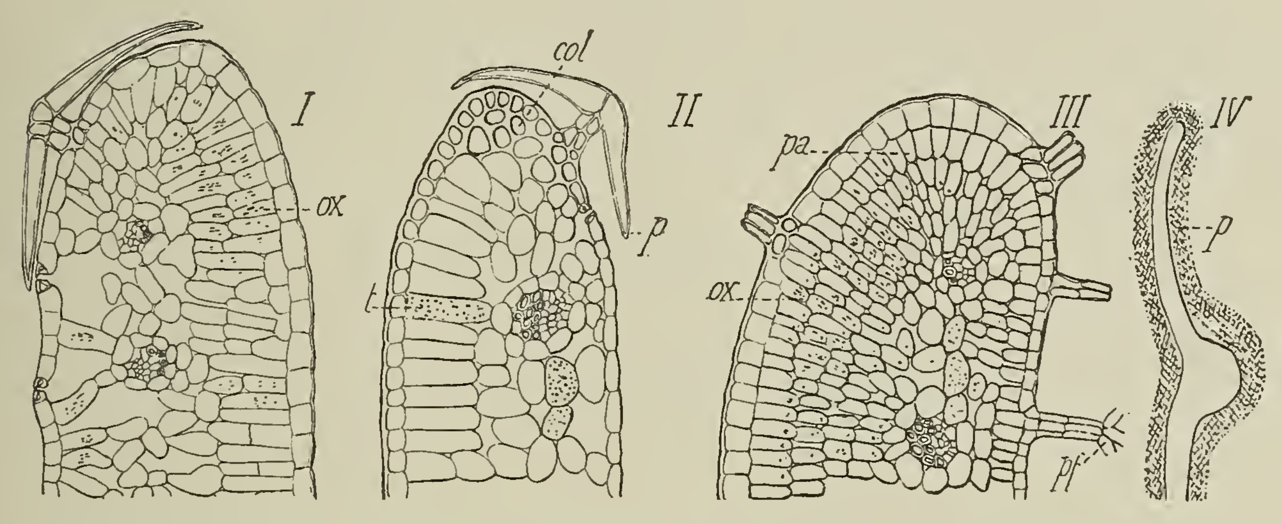


Fig. 85.

Marge des feuilles des *Shepherdia* — I, *Sh. argentea* ; II, *Sh. canadensis*, III, *Sh. rotundifolia*; gr. 50; IV, schéma de la coupe transversale d'une feuille de *Sh. rotundifolia* montrant l'abondance de son revêtement pileux; col, collenchyme; ox, oxalate de calcium; t, cellules tannifères; pf, poils fasciculés.

faite. En section transversale, on voit sous l'épiderme, soit de petites cellules arrondies (*Sh. canadensis*), soit des éléments palissadiques reliant ceux des faces supérieure et inférieure (*Sh. rotundifolia* et *Sh. argentea*).

Influence du milieu.

Cette influence permet d'expliquer un certain nombre de particularités anatomiques. Ainsi, la grande épaisseur des feuilles de *Sh. rotundifolia* paraît être déterminée par l'altitude et un climat sec (plante des hauts plateaux de l'Utah); la structure monofaciale subcentrique du mésophylle, chez *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia*, semble aussi dépendre des nombreux poils argentés qui recouvrent les deux faces de la feuille, car ils font miroiter la lumière en tous sens au sein de l'arbuste et déterminent un éclairage égal sur les deux côtés du limbe; d'autre part, des échantillons provenant de stations différentes nous ont présenté quelques légères différences dans le nombre des assises palissadiques ou du tissu lacuneux.

Résumé.

En résumé, les caractères anatomiques communs aux feuilles des *Shepherdia* sont les suivants: 1° système conducteur en arc très ouvert dans le pétiole et dans la nervure médiane; 2° absence de sclérenchyme péricyclique dans le pétiole et dans les nervures de tout rang; 3° faible développement du collenchyme; 4° liber du pétiole et de la nervure médiane découpé en îlots radiaux par des rayons médullaires à grosses cellules tannifères; éléments du liber à parois minces; 5° stomates entourés par 4—7 cellules annexes; absence de stomates et de collenchyme à la marge des feuilles.

Ces caractères sont communs aux genres *Hippophae* et *Shepherdia* et à un petit nombre d'*Elaeagnus*; aussi, comme nous l'avons déjà exprimé, la feuille ne fournit ni caractère de tribu ni caractère de genre.

Quant aux caractères spécifiques, ils sont très nombreux, et l'anatomie marche de pair avec la morphologie pour distinguer nettement 3 espèces de *Shepherdia*. Nous résumerons les plus importants de la façon suivante.

1° Sh. canadensis Nutt.

Pétiole: „caractéristique" arrondie ($^3/_4$ de cercle), mais profondément creusée à la face supérieure; cuticule lisse, d'épaisseur moyenne (3—4 μ); collenchyme périphérique continu; poils ferrugineux discoïdes; o stomate; o cristaux d'oxalate de calcium.

Nervure médiane: très proéminente à la face inférieure des feuilles; parenchyme supra et infra-vasculaire collenchymateux; o stomate; o cristaux; poils ferrugineux.

Limbe: épiderme supérieur presque glabre ou avec quelques poils fasciculés subsessiles; o stomate; cellules tabulaires de contour onduleux, sans mucilage; épiderme inférieur recouvert de poils ferrugineux et argentés entremêlés; cellules sinueuses; grands stomates de forme elliptique, non exserts, et entourés de cellules finement striées; mésophylle bifacial sans aiguilles d'oxalate de calcium.

2° Sh. argentea Nutt.

Pétiole: „caractéristique" en forme de segment de cercle surbaissé et très large, légèrement creusé à la face supérieure; cuticule d'épaisseur moyenne (3—4 μ); collenchyme périphérique discontinu; poils argentés discoïdes ou étoilés; stomates à la face inférieure du pétiole; nombreux cristaux d'oxalate de calcium.

Nervure médiane: nervure à peine saillante à la face inférieure des feuilles; faisceau ligneux aplati, non en croissant; liber très important; parenchyme supra et infra-vasculaire collenchymateux, contenant des aiguilles d'oxalate de calcium; poils argentés; stomates sur la face inférieure.

Limbe: épiderme supérieur à cellules tabulaires, rectilignes, sans mucilages; nombreux poils discoïdes et argentés;

stomates en nombre variable; épiderme inférieur à cellules recticurvilignes, recouvert de poils argentés; stomates nombreux, exserts; mésophylle submonofacial, doublement palissadique, renfermant beaucoup d'aiguilles d'oxalate de calcium.

3º **Sh. rotundifolia** Parry.

Pétiole: „caractéristique" arrondie, un peu convexe à la face supérieure; cuticule très épaisse, présentant des aspérités vers l'intérieur; collenchyme périphérique continu; poils fasciculés longuement pédonculés; stomates sur tout le pourtour du pétiole.

Nervure médiane: très saillante à la face inférieure des feuilles; tissu palissadique au-dessus du système conducteur; stomates nombreux; revêtement pileux très épais; aiguilles d'oxalate de calcium dans les tissus parenchymateux.

Limbe: épiderme supérieur à cellules rectilignes, renfermant un mucilage appliqué contre leurs parois internes; poils fasciculés; o stomate; épiderme inférieur à cellules recticurvilignes; stomates très exserts; poils fasciculés; mésophylle submonofacial doublement palissadique, contenant de nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium.

C. Genre Elaeagnus.

Pétiole.

Epiderme: Vues de face, les cellules épidermiques sont étroites et allongées suivant la longueur du pétiole; en section transversale (fig. 86), elles sont généralement tabulaires, plus rarement très bombées vers l'extérieur (*E. hortensis*). Dans la majorité des cas, les cellules de la face supérieure sont plus hautes que celles de la face inférieure (protection contre la lumière et la chaleur); cependant, chez *E. multiflora*, c'est le contraire que l'on observe, et dans *E. Grijsii*, *E. argentea*, toutes les cellules épidermiques sont de même hauteur. Les parois sont minces lorsque l'espèce est hygrophile et recherche l'ombre, mais elles sont collenchymateuses et épaisses lorsque la plante est xérophile et végète en pleine lumière; elles portent des ponctuations simples, sauf du côté externe. La cuticule est généralement plus mince dans les feuilles caduques que dans les feuilles persistantes et plus forte à la face supérieure du pétiole qu'à la face inférieure. Lorsqu'elle est très épaisse (espèces xérophiles), la couche cellulosique qui la double intérieurement est habituellement très mince (*E. kologa*), mais celle-ci peut aussi être d'épaisseur égale (*E. hortensis*). La cuticule est lisse extérieurement, sauf dans *E. argentea* et *E. ovata* où elle est un peu granuleuse.

La chlorophylle manque dans les cellules épidermiques des espèces peu revêtues de poils, cependant elle peut exister en faible quantité quand le pétiole est très pubescent. Le tannin est assez rare; néanmoins chez certains *Elaeagnus* (*E. ovata*), il s'accumule dans

certaines cellules plus grandes que les cellules voisines. Le pétiole des *Elaeagnus*, sauf dans *E. umbellata*, est toujours dépourvu de stomates; il porte des poils du même type que ceux du limbe, mais d'une couleur plus foncée et d'une taille plus forte.

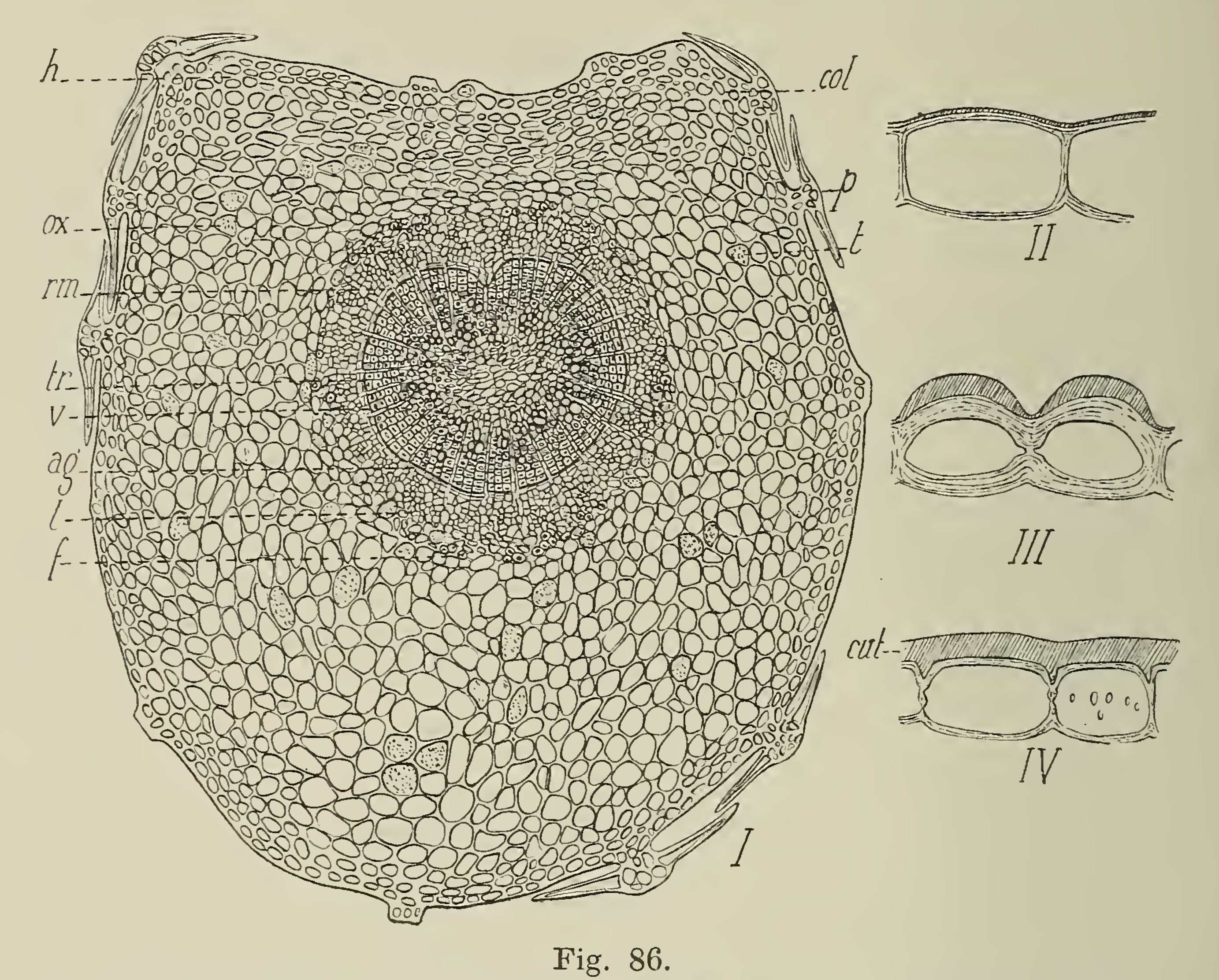


Fig. 86.

Pétiole des *Elaeagnus* — I, pétiole de l'*E. pungens* (section transversale à la base du limbe); gr. 60; II, épiderme du pétiole de l'*E. multiflora ;* II, de l'*E. hortensis ;* III, de l'*E. kologa ;* gr. 280 (lettres comme précédemment).

Parenchyme cortical. Le parenchyme cortical (fig. 86) est moins épais au-dessus du système conducteur qu'au-dessous, bien que le nombre des assises cellulaires ne soit pas très différent dans ces deux régions, car les cellules corticales n'ont pas partout la même forme et les mêmes dimensions. En section transversale, on voit: 1° que les cellules corticales supra-vasculaires sont aplaties et très cohérentes, surtout au voisinage de l'épiderme; 2° que les cellules infra-vasculaires sont à peu près isodiamétriques et parfois même allongées radialement lorsque le pétiole est étroit (*E. conferta*); 3° que les cellules corticales sont plus ou moins collenchymateuses et d'autant plus grosses qu'elles sont plus voisines du système conducteur. En section longitudinale, ces cellules sont sensiblement isodiamétriques ou un peu allongées. Le collenchyme est faible (cellules arrondies) ou épais (cellules épaissies aux angles); il peut être homogène ou hétérogène, prédominant dans la région externe ou dans la région interne du manchon cortical. D'une façon générale, le dessus du pétiole est plus collenchymateux que le dessous (rôle modérateur de la transpiration); lorsque le pétiole est canaliculé, les deux bords du canal sont toujours formés par de petites cellules fortement

collenchymateuses (rôle mécanique du collenchyme). Le collenchyme est très réduit dans les *Elaeagnus* qui croissent à l'ombre des forêts (*E. Cumingii* ssp. *philippinensis*) ou dans un climat froid et humide (*E. argentea*); il s'atténue aussi par les effets de la culture (*E. umbellata, E. multiflora*). Il est au contraire épais dans les espèces xérophiles ou vivant dans les pays chauds (*E. pungens, E. lanceolata, E. glabra, E. Grijsii,* etc.), où il exerce un rôle modérateur de la transpiration.

Les caractères tirés de la forme et de l'épaisseur du collenchyme peuvent fournir d'utiles indications taxinomiques; mais nous estimons qu'il ne faut y recourir qu'avec prudence, car ils sont assez variables avec l'habitat. Ainsi, *E. hortensis* var. *obtusis* a deux assises de cellules collenchymateuses à la périphérie du pétiole, tandis que chez var. *latifolia,* l'écorce est entièrement collenchymateuse. Lorsque le collenchyme est homogène, c'est-à-dire lorsque les cellules corticales ont partout la même épaisseur, il est, soit très épais (*E. Grijsii,* etc.), soit au contraire assez mince (*E. umbellata* ssp. *parvifolia*); dans ces deux cas, la plante est soumise à des conditions extrêmes de sécheresse ou d'humidité. Lorsque ces conditions sont moyennes, le collenchyme est hétérogène, c'est-à-dire qu'il n'a pas la même épaisseur dans toutes les régions de l'écorce. On comprend facilement que le collenchyme, dont le rôle principal est de modérer la transpiration, occupe alors la périphérie du pétiole, ainsi qu'il arrive presque toujours; mais il est plus difficile de se rendre compte de sa localisation dans les régions profondes de l'écorce (*E. Cumingii*); il faut alors admettre que le collenchyme, après avoir intéressé toute l'écorce, se serait affaibli en se retirant graduellement des régions superficielles. Cet enfoncement a déjà été remarqué par Petit (83) dans d'autres familles de plantes „Le collenchyme, dit cet auteur, n'est pas toujours en contact avec l'épiderme; dans certains cas, il en est séparé par une ou deux assises de parenchyme chlorophyllien".

L'endoderme est peu net, surtout au-dessus et au-dessous du système vasculaire; il est un peu plus amylifère que les tissus voisins; pour le distinguer facilement, il convient d'employer des matériaux frais et sans dissoudre les contenus cellulaires, car il dessine alors une ligne grisâtre bien apparente.

Les cellules corticales peuvent être différemment ponctuées; les ponctuations sont, soit arrondies ou elliptiques, soit réticulées par suite d'épaississements entrecroisés, soit annulaires ou presque annulaires et parallèles entre elles. Le premier type se rencontre surtout dans les cellules de la périphérie de l'écorce; le second, dans les grosses cellules de la région moyenne, et le 3ème, dans les cellules voisines de l'endoderme; mais la première forme peut exister seule.

La chlorophylle est peu abondante dans le parenchyme cortical; les grains de chlorophylle ont l'aspect de petites lentilles biconvexes et sont appliqués contre les parois des cellules. Des substances tanniques s'accumulent à l'intérieur de certaines

cellules distribuées sans ordre et deviennent brunâtres en se desséchant; elles sont contenues dans des vésicules de nature pectique et extrêmement résistantes à l'action de l'eau de Javel, même concentrée. L'oxalate de calcium existe toujours et il est plus abondant à la périphérie du pétiole qu'au voisinage du système vasculaire. Il revêt la forme de sable ou de cristaux appartenant, soit au système monoclinique (fig. 87, *11—23*), soit au système quadratique (*1—10*). Des cristaux appartenant aux deux systèmes

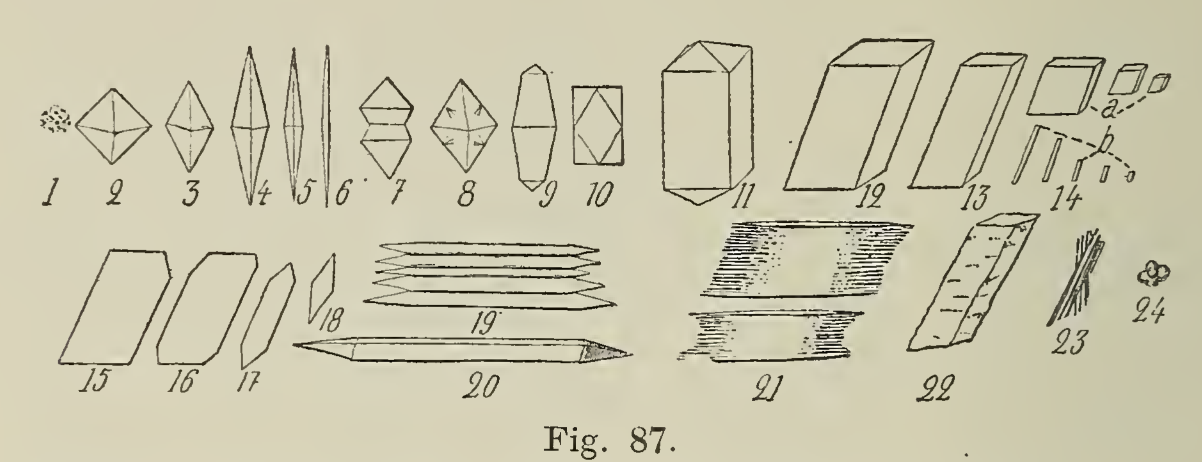


Fig. 87.
Cristaux d'oxalate de calcium contenus dans les feuilles des *Elaeagnus*.

peuvent coexister au sein d'une même cellule, exemple: un octaèdre, du système quadratique, et des tablettes, du système monoclinique; mais, d'habitude, il n'y a qu'un seul octaèdre par cellule. Ce sont les formes du système monoclinique qui apparaissent les premières; ainsi, dans les jeunes feuilles de l'*E. pungens*, à leur sortie, on ne voit encore que des aiguilles, et ce n'est qu'au cours de leur développement qu'on voit apparaître des octaèdres. Dans certains cas (*E. umbellata* ssp. *magna*), les octaèdres ne se forment qu'au moment de la chute des feuilles. Il est donc important pour connaître exactement les formes cristallines propres à une espèce d'étudier les feuilles à différents degrés de développement; d'autre part, s'il est exact que les cristaux du système monoclinique se forment surtout dans les milieux épaissis et peu acides, et que ceux du système quadratique correspondent ordinairement aux milieux aqueux et acides, nous devons conclure que l'acidité des sucs cellulaires augmente avec l'âge.

L'abondance des cristaux nous a paru très variable pour une même espèce; ainsi, différents spécimens d'*Elaeagnus pungens* provenant du Japon se sont montrés beaucoup moins riches en oxalate de calcium que d'autres spécimens de la pépinière Thibaut, à Chêne (Suisse) ou du Parc de la Tête d'Or, à Lyon; néanmoins, dans tous ces spécimens, les cristaux avaient la même forme. Dans d'autres cas, la forme des cristaux ne se maintient pas absolument fixe pour toutes les variétés de l'espèce; ainsi, *E. glabra* ssp. *euglabra* contient des octaèdres, tandis que *E. glabra* ssp. *tenuiflora* en est dépourvu; la même remarque pourrait être faite pour *E. umbellata*. Il est donc impossible, à priori, de dire si telle ou telle forme cristalline a ou n'a pas une valeur taxinomique spécifique, car, pour chaque espèce de plante, il convient de vérifier la constance de la forme de ses cristaux.

Les cristaux du système monoclinique sont les plus fréquents; ils existent seuls ou accompagnés d'un peu de sable: *E. multiflora, E. umbellata, E. argentea, E. Oldhami, E. ovata, E. Davidi, E. Thunbergii, E. conferta, E. Grijsii, E. Loureiri, E. caudata*, etc. Nous avons observé les formes quadratiques dans *E. glabra, E. Griffithii, E. Gussoni, E. Cumingii, E. rotundifolia, E. Thwaitesii, E. kologa, E. indica*, etc. Les mâcles accolées, avec hémitropie, (fig. 87, 7) sont rares (*E. kologa, E. Henryi*). Les prismes quadratiques ne se trouvent que dans *E. Griffithii*.

Faisceau vasculaire. Comme nous le savons déjà, le système vasculaire est „ouvert" ou „fermé" et permet de diviser le genre *Elaeagnus* en deux groupes distincts. Nous avons aussi reconnu que ce système, même quand il est „fermé" à la „caractéristique", est toujours ouvert à „l'initiale". Nous décrirons successivement le péricycle, le liber, le bois et la moelle (étude faite à la caractéristique).

1⁰ Péricycle. Lorsque le système vasculaire est „ouvert", le péricycle est toujours plus ou moins interrompu vers le haut entre les extrémités de l'arc ligneux; mais il est continu si le système est „fermé", et il est plus important au-dessous qu'au-dessus de l'appareil vasculaire. La plus grande épaisseur se trouve dans la région médiane et elle est généralement plus faible que celle du liber; toutefois, elle peut lui être égale en certains cas (*E. argentea, E. Oldhami*, etc.). La comparaison de ces épaisseurs n'a que très peu d'utilité en taxinomie, car le rapport obtenu est souvent des plus variables pour une même espèce.

Chez *E. hortensis* et *E. argentea*, le péricycle est toujours dépourvu de fibres comme dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia*; dans d'autres espèces (*E. conferta, E. glabra*), certaines variétés seulement ont des fibres; enfin, dans la plupart des espèces, la présence de fibres péricycliques est constante. Ces fibres sont soit isolées, soit groupées en petit nombre, 2—3 (*E. multiflora, E. Davidi*), soit réunies en groupes compacts assez importants. Les fibres les plus grosses sont les plus externes et les plus voisines du plan de symétrie du pétiole, au-dessous du système vasculaire. Elles manquent le plus souvent au-dessus de ce système, et, quand elles existent, elles sont alors beaucoup plus petites que dans les autres régions.

L'étude de la présence ou de l'absence des fibres et de leur répartition, poursuivie sur un grand nombre d'échantillons pour la même espèce, nous a conduit aux résultats suivants: 1⁰ Les fibres se différencient parfois tardivement (*E. umbellata*) et il convient de s'adresser à des feuilles âgées, si l'on veut conclure sûrement à leur présence ou à leur absence. 2⁰ L'absence de fibres est permanente dans *E. hortensis* et *E. argentea*; mais pour d'autres espèces (*E. conferta, E. arborea*), elle ne s'observe que dans quelques-unes de leurs formes. 3⁰ Le nombre des fibres péricycliques varie avec l'habitat, ainsi que nous avons pu nous en rendre compte pour *E. pungens* et *E. umbellata*, plantes souvent cultivées dans les parcs; il augmente lorsque le milieu devient plus sec et le sol plus pauvre.

Le péricycle n'est jamais entièrement fibreux; son tissu fondamental est formé de cellules le plus souvent collenchymateuses, polyédriques en section transversale et allongées parallèlement aux fibres. Vers l'extrémité des rayons médullaires, les cellules sont plus grandes, contiennent des substances tanniques, et constituent un véritable système sécréteur tannifère semblable à celui que nous avons signalé dans le péricycle des tiges.

2⁰ Liber. Le liber, comme celui de la tige, est composé de tissu criblé, de parenchyme libérien et de rayons médullaires; ses éléments ont des parois minces ou collenchymateuses suivant le degré de xérophilie, la sécheresse du milieu déterminant un épaississement des parois cellulaires. Les tubes criblés sont plus étroits que ceux de la tige, mais de même forme. L'épaisseur relative du liber est plus grande dans les feuilles caduques que dans les feuilles persistantes; toutefois, elle est inférieure à celle que nous avons constatée dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, ce qui laisse supposer une activité chlorophyllienne moindre. L'oxalate de calcium est peu abondant dans la région du liber; quand il existe, il est représenté par un peu de sable et quelques courtes aiguilles.

3⁰ Bois. Le bois du pétiole (fig. 88), comme nous nous en sommes assuré par de nombreuses coupes longitudinales, est toujours composé des mêmes éléments que le bois de la tige et de la racine, et présente les mêmes particularités anatomiques; cepen-

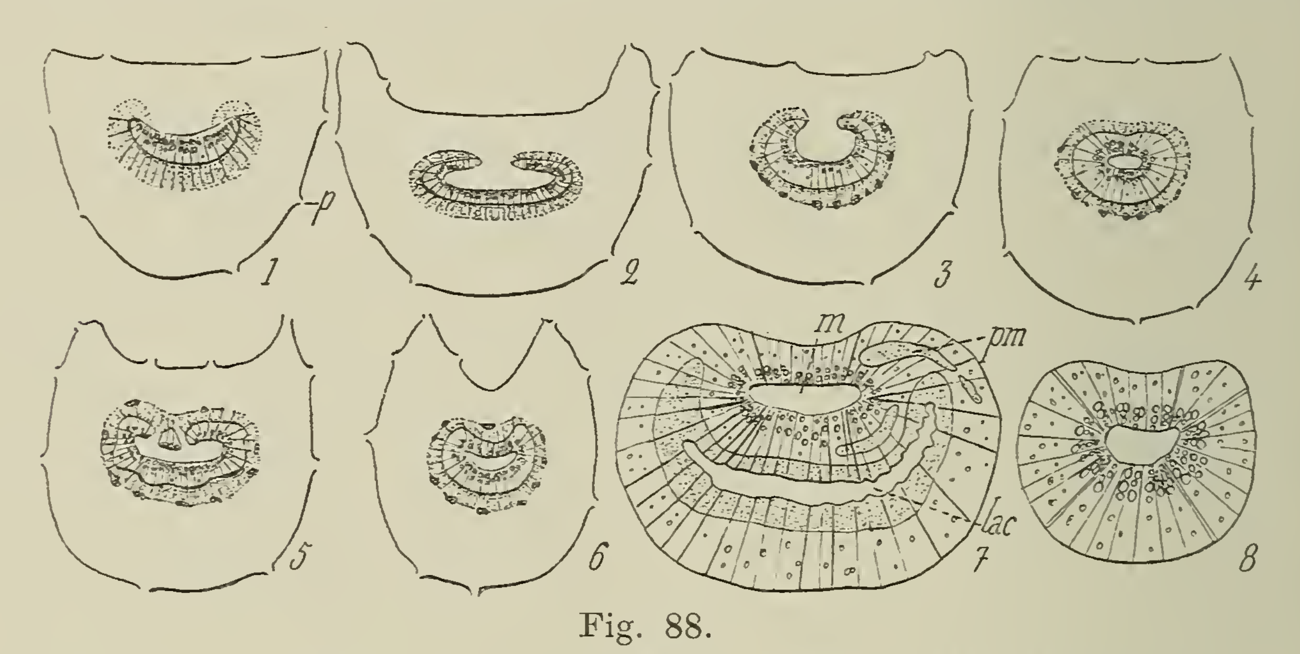


Fig. 88.

Pétiole des *Elaeagnus*. — Coupes transversales schématiques vers la base du limbe. 1, *E. hortensis*; 2, *E. argentea*; 3, *E. multiflora*; 4, *E. pungens*; 5, *E. kologa* ssp. *Wallichiana*; 6, *E. conferta*; 7, *E. Henryi* (bois); 8, distribution des vaisssaux ouverts dans le bois d'un pétiole à système vasculaire fermé; m, moelle; pm, parenchyme mou intercalé dans le bois; lac, lacune.

dant le bois secondaire du pétiole de l'*E. Henryi* (fig. 88, 7) se fait remarquer par l'intercalation de plages de tissu mou. Ce tissu est composé de cellules allongées, non différenciées en vaisseaux; elles se détruisent de bonne heure en formant de grandes lacunes (fig. 89).

Sur une section transversale, le bois apparaît toujours découpé en faisceaux triangulaires dont la pointe est dirigée vers le centre de courbure de l'arc ou de l'anneau ligneux. Cette pointe

est occupée par des vaisseaux spiralés ou annelés souvent écrasés; ensuite, plus à l'extérieur, viennent des vaisseaux ouverts à parois cellulosiques ou peu lignifiées et des trachéo-fibres d'autant plus épaisses et lignifiées que les feuilles sont plus coriaces; çà et là, sont interposées quelques cellules de parenchyme ligneux.

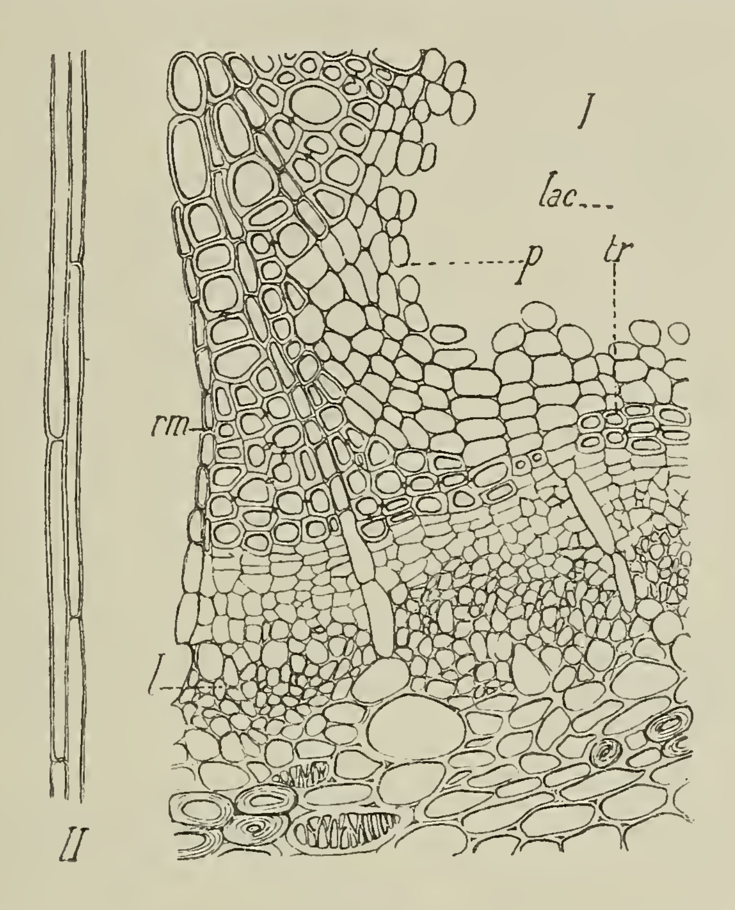


Fig. 89.

Pétiole de l'*Elaeagnus Henryi* — I, une portion du bois et du liber en section transversale; p, parenchyme mou; tr, trachéo-fibres; l, liber; rm, rayon médullaire; II, cellules de parenchyme mou en section longitudinale; gr. 180.

Dans leur partie la plus large, les faisceaux ligneux ont 2—4 rangées d'éléments ou même davantage. Leur hauteur suivant le rayon est très variable, mais elle est généralement en rapport avec la grosseur du pétiole. Les rayons médullaires sont étroits, le plus souvent à une seule ou deux rangées de cellules; toutefois, dans *E. kologa,* on remarque 2 larges rayons médullaires à 2—4 séries d'éléments, et situés de part et d'autre du plan médian. Ils sont composés d'éléments à parois minces (*E. indica, E. argentea, E. ferruginea,* etc.), ou bien de cellules à parois épaisses et cellulosiques (*E. glabra, E. triflora, E. arborea, E. Gaudichaudiana*), ou bien encore de cellules à parois épaisses et lignifiées, du moins dans la partie périphérique du faisceau ligneux (*E. Thwaitesii, E. rotundifolia,* etc.). En section tangentielle, les rayons médullaires sont fusoïdes, larges de 1—2 rangées d'éléments et hauts de 2 à 8. Ils contiennent de nombreux grains d'amidon, souvent du tannin et de l'oxalate de calcium sableux ou en aiguilles; en particulier, ceux de l'*E. rotundifolia* et de l'*E. triflora* renferment de gros octaèdres et ceux de l'*E. Schlechtendalii* des tablettes rhomboédriques.

4⁰ Moelle. La moelle est la continuation de la région périmédullaire de la tige; elle est située, soit à l'intérieur de l'anneau libéro-ligneux, soit entre les pointes de l'arc vasculaire, sui-

vant la forme du système conducteur; dans le premier cas, elle est parfaitement délimitée; mais il n'en est pas de même dans le second, car l'endoderme est très indistinct. Lorsque le système vasculaire est „ouvert", la moelle est toujours formée de cellules à parois minces, de faible diamètre en section transversale, et allongées parallèlement aux éléments conducteurs; lorsque le système vasculaire est „fermé", la région centrale de la moelle est formée de gros éléments relativement courts, tandis que la zone périmédullaire comprend des cellules étroites et allongées. Les parois cellulaires peuvent rester minces ou s'épaissir en devenant collenchymateuses ou scléreuses; en certains cas, il se forme de véritables fibres à parois lignifiées dans la région périmédullaire.

Les différents caractères offerts par la moelle sont assez fixes pour être très utilement appliqués à la taxinomie; ainsi, la moelle est: 1° à parois minces dans le centre et collenchymateuse à la périphérie (*E. conferta, E. triflora*); 2° entièrement collenchymateuse (*E. pungens, E. Henryi*, etc.); 3° collenchymateuse avec des cellules scléreuses et des fibres périmédullaires (*E. tonkinensis, E. Cumingii*); 4° collenchymateuse avec des cellules scléreuses et sans fibres périmédullaires (*E. caudata, E. Griffithii*, etc.).

La région médullaire peut contenir dans les jeunes feuilles une certaine quantité d'amidon et de chlorophylle, mais ces substances disparaissent assez rapidement; elle renferme souvent de l'oxalate sableux ou en aiguilles et des fibres longitudinales de cellules à tannin.

En résumé, le pétiole peut fournir des caractères anatomiques très importants pour la division des genres, comme le montre le tableau ci-après; ces caractères conduisent, tantôt à la détermination directe de l'espèce, tantôt à des groupements spécifiques, et mettent en évidence de réelles affinités, comme l'ont établi avant nous, d'une façon générale pour d'autres familles, C. de Candolle (29) et Petit (83).

Anatomie comparée du pétiole.

I. Système vasculaire du pétiole en arc nettement ouvert et surbaissé. (Division correspondant approximativement à la Section des *Deciduae*.)

- Trachéo-fibres rayées intérieurement; des fibres ou pas de fibres péricycliques
  - Fibres dans le péricycle
    - Pas de stomates; absence de poils à la face supérieure du pétiole des feuilles adultes
      - Parenchyme cortical homogène; collenchyme diffus et très faible; fibres péricycliques à parois cellulosiques, d'un diamètre de 15 µ ... *E. multiflora* Thbg.
      - Parenchyme cortical hétérogène; collenchyme très dense à l'extérieur, faible à l'intérieur; fibres péricycliques lignifiées, étroites, d'un diamètre de 6 à 7 µ
        - Bords du pétiole relevés et tranchants ... *E. Oldhami* Schlecht.
        - Bords non relevés; le dessus du pétiole aplati ... *E. ovata* Serv.
    - Epiderme stomatique; poils fasciculés à la face supérieure du pétiole ... *E. umbellata* Thbg.
    - Rem. Dans certaines sous-espèces de l'*E. umbellata*, l'arc vasculaire prend une forme très recourbée, presque fermée. L'*E. umbellata* établit donc une transition entre les groupes I et II.
  - Pas de fibres péricycliques ... *E. hortensis* M. B.
- Trachéo-fibres lisses intérieurement; pas de fibres péricycliques ... *E. argentea* Pursh

II. Système vasculaire en anneau complètement fermé ou très peu ouvert. (Section des *Sempervirentes*, plus 2 autres espèces: E. Davidi et E. Thunbergii.)

- Trachéo-fibres lisses intérieurement
  - Système vasculaire en anneau bien fermé
    - Cellules scléreuses arrondies, dispersées dans la moelle
      - Parenchyme cortical homogène à parois très collenchymateuses; jamais de gros prismes clinorhombiques; quelques petites aiguilles d'oxalate de calcium
        - dépôts cristallins dans les trachéo-fibres ... *E. Zollingeri* Serv.
        - pas de dépôts cristallins ... *E. Gussoni* Gasp.
      - Parenchyme cortical à parois minces avec octaèdres, prismes et aiguilles d'oxalate de calcium ... *E. indica* Serv.
    - Pas de cellules scléreuses dans la moelle
      - Fibres dans la région périmédullaire
        - Trachéo-fibres avec dépôts cristallins à l'intérieur; collenchyme faible à la périphérie, épais à l'intérieur ... *E. tonkinensis* Serv., *E. Cumingii* Schlecht.
        - Trachéo-fibres vides de tout dépôt cristallin
          - Parenchyme cortical homogène, très collenchymateux, avec de gros octaèdres d'oxalate de calcium
            - Pas de prismes d'oxalate de calcium; tannin noirâtre dans les matériaux secs ... *E. Thwaitesii* Schlecht.
            - Présence de gros prismes obliques d'oxalate de calcium; tannin jaunâtre quand il est sec ... *E. kologa* Schlecht.
          - Parenchyme cortical à parois minces, avec un peu d'oxalate de calcium sableux seulement ... *E. latifolia* L.
      - Pas de fibres périmédullaires
        - Pétiole tomenteux, recouvert de poils fasciculés ... *E. yunnanensis* Serv.
        - Pétiole non recouvert de poils fasciculés
          - „Caractéristique" haute et étroite, elliptique, bordée par deux ailes relevées laissant entre elles un sillon étroit et profond ... *E. conferta* Roxb.
          - „Caractéristique" aussi large que haute, sensiblement plate au-dessus
            - Octaèdres, sable et gros prismes allongés d'oxalate de calcium dans le parenchyme cortical; moelle collenchymateuse ... *E. Griffithii* Serv.
            - Un peu de sable et quelques aiguilles seulement d'oxalate de calcium; moelle non collenchymateuse ou très peu ... *E. caudata* Schlecht., *E. Schlechtendalii* Serv., *E. triflora* Roxb., *E. rostrata* Serv.
  - Système vasculaire en anneau légèrement ouvert par un gros rayon médullaire, large de 3—4 cellules
    - Moelle à cellules scléreuses
      - Moelle collenchymateuse; fibres périmédullaires; parenchyme cortical très collenchymateux; nombreux cristaux octaédriques et prismatiques ... *E. rotundifolia* Schlecht.
      - Moelle non collenchymateuse; pas de dépôts ou seulement un peu d'oxalate de calcium dans la moelle et le parenchyme cortical ... *E. Loureiri* Champ., *E. ferruginea* Rich.
    - Moelle collenchymateuse, sans cellules scléreuses
      - Gros prismes; nombreuses et grandes aiguilles d'oxalate de calcium ... *E. arborea* Roxb.
      - Pas de prismes d'oxalate de calcium, seulement un peu de sable et quelques courtes aiguilles ... *E. Gaudichaudiana* Schlecht.
- Trachéo-fibres portant des rayures saillantes à leur intérieur
  - Fibres péricycliques creusées de sillons extérieurement ... *E. macrophylla* Thbg.
  - Fibres péricycliques lisses à l'extérieur
    - Pétiole tomenteux, recouvert de poils fasciculés, longuement pédonculés ... *E. Grijsii* Hance
    - Pétiole non tomenteux
      - Bois avec des bandes alternatives de vaisseaux ligneux et de parenchyme mou ... *E. Henryi* Warb.
      - Bois sans bandes de parenchyme mou intercalées
        - Pas de fibres périmédullaires; moelle sans cellules scléreuses
          - Cristaux octaédriques dans le parenchyme cortical
            - Pétiole massif, à bords arrondis ... *E. pungens* Thbg.
            - Pétiole à bords tranchants ... *E. glabra* Thbg.
          - Pas de cristaux octaédriques dans le parenchyme cortical (sable et quelques aiguilles seulement) ... *E. Bockii* Diels, *E. Davidi* Franchet, *E. lanceolata* Warb., *E. viridis* Serv.
        - Des fibres périmédullaires; moelle avec ou sans cellules scléreuses et contenant des aiguilles d'oxalate de calcium
          - Moelle collenchymateuse avec quelques cellules scléreuses arrondies; le dessus du pétiole presque plat ... *E. Maximowiczii* Serv.
          - Moelle non collenchymateuse, sans cellules scléreuses; le dessus du pétiole parcouru par un canal à bords tranchants ... *E. Thunbergii* Serv., *E. difficilis* Serv.

Limbe.

Nous étudierons successivement les nervures, le parenchyme foliaire et la marge des feuilles.

— Nervure médiane. — (Coupes transversales dans la région moyenne du limbe). En section transversale (fig. 91), la nervure médiane présente des aspects différents suivant les espèces: elle est plate, creusée ou bombée en dessus et plus ou moins arrondie et saillante en dessous.

Epiderme. Vues de face, les cellules de l'épiderme sont étroites et allongées dans le sens de la longueur de la nervure

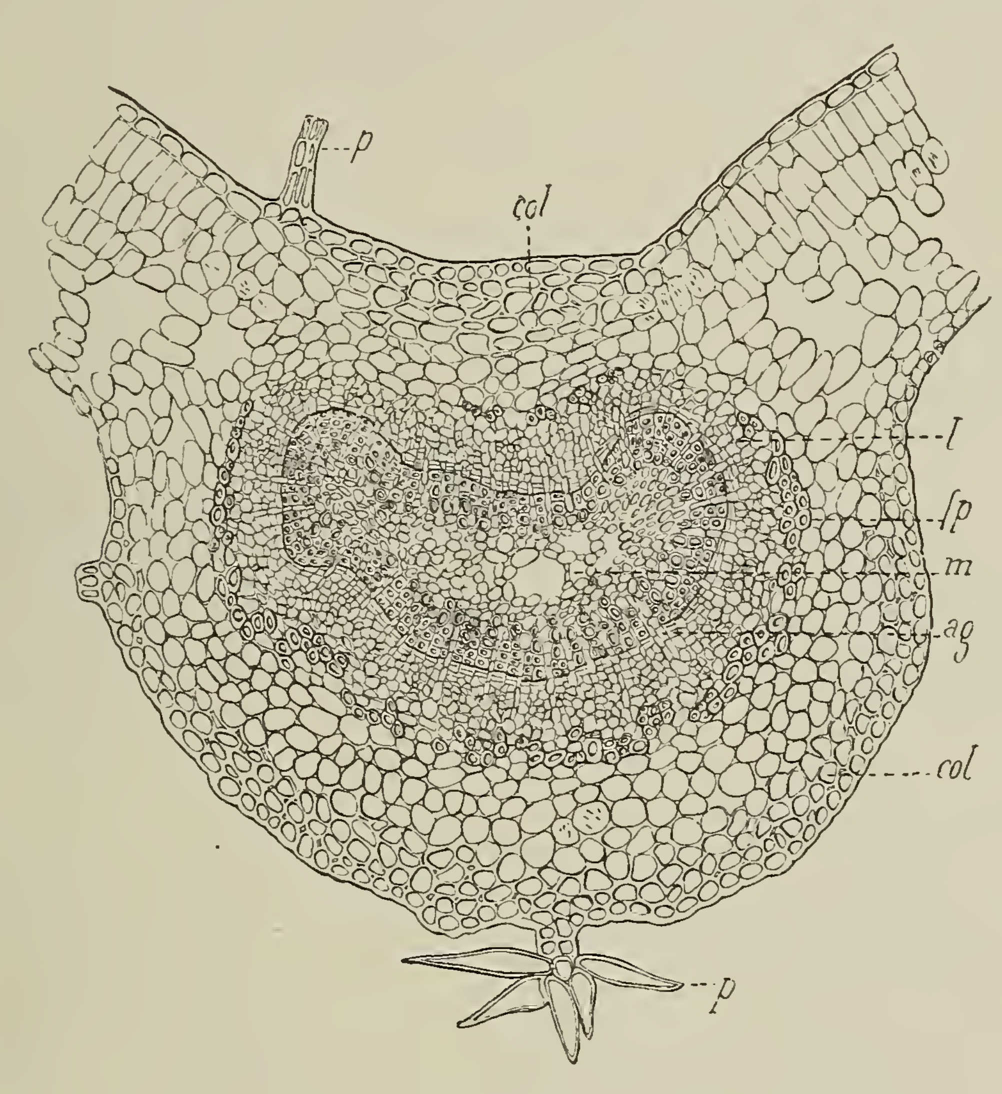


Fig. 90.
Nervure médiane de la feuille de l'*Elaeagnus yunnanensis*; gr. 50 (lettres comme précédemment).

En section transversale, elles sont à peu près aussi hautes que larges; celles de l'épiderme supérieur sont en général plus grandes que celles de l'épiderme inférieur, sauf dans les espèces où les deux faces de la feuille sont fortement recouvertes de poils, auquel cas elles sont sensiblement de mêmes dimensions (*E. argentea*, *E. hortensis*). La cuticule est toujours lisse ou légèrement granuleuse; son épaisseur varie avec les espèces et leurs divisions, mais elle plus grande sur la nervure que sur les régions voisines du limbe; ses caractères généraux sont les mêmes que sur le pétiole. Les cellules épidermiques supérieures contiennent parfois quelques aiguilles d'oxalate de calcium (*E. viridis*, *E. Davidi*, *E. kologa*); des stomates existent sur la face inférieure de la nervure

de l'*E. Oldhami* seulement; dans les autres espèces, la nervure est bordée de nombreux stomates qui lui sont orientés parallèlement.

Les poils qui recouvrent la face inférieure de la nervure médiane sont de même forme que ceux des parties voisines du limbe, mais ils sont très souvent de couleur plus foncée par accumulation de substances tannoïdes; la face supérieure est généralement glabre comme le dessus des feuilles, cependant elle porte parfois de petits poils fasciculés, subsessiles, totalement absents sur le reste du limbe (*E. umbellata*).

Parenchyme supra-vasculaire. Le parenchyme supra-vasculaire est le plus souvent collenchymateux et dépourvu de chlorophylle. Il offre différentes manières d'être: 1° il est entièrement collenchymateux (*E. Gussoni, E. tonkinensis*); 2° les 2 rangées les plus externes, seules, sont collenchymateuses (*E. argentea*); 3° lorsque le limbe est recouvert d'un hypoderme à la face supérieure, cet hypoderme s'étend en se dédoublant au-dessus de la nervure médiane où il est très reconnaissable à ses cellules rectangulaires situées sur le même plan et parfaitement unies (*E. pungens, E. viridis, E. Davidi, E. Bockii, E. lanceolata*, etc.); 4° la première assise de cellules palissadiques du mésophylle franchit la nervure ou bien s'interrompt faiblement au-dessus d'elle (*E. Grijsii, E. triflora*).

Le nombre des assises du parenchyme supra-vasculaire est souvent voisin de 4 ou 5; il varie de 4 à 6 dans les multiples formes de l'*E. hortensis* et de 6 à 8 dans celles de l'*E. conferta*; il est remarquablement réduit à 2 dans *E. Davidi* et *E. Zollingeri*. Enfin, cette région contient des aiguilles d'oxalate de calcium dans la plupart des espèces; toutefois, *E. Thwaitesii, E. Grijsii*, etc. nous en ont paru dépourvu.

Parenchyme infra-vasculaire. La structure du parenchyme infra-vasculaire est beaucoup moins variée que celle du parenchyme supra-vasculaire; il est toujours plus ou moins collenchymateux, formé de cellules sensiblement isodiamétriques, et d'autant plus grosses et à parois plus minces qu'elles sont plus éloignées de la périphérie. Certaines d'entre elles, isolées ou réunies en petites plages, renferment des substances tanniques de couleur brunâtre ou noir-verdâtre quand elles sont sèches. L'oxalate de calcium est fréquent (aiguilles), mais il est moins abondant que dans la région correspondante du pétiole et n'apparaît jamais sous la forme de gros octaèdres.

Système vasculaire. Quand le système vasculaire est fermé dans le pétiole (fig. 91, *5—9*), il demeure aussi fermé dans la nervure médiane, et l'anneau ligneux prend la forme d'une boucle plus ou moins aplatie; quand il est légèrement ouvert dans le pétiole, il peut rester ouvert (*E. rotundifolia, E. Loureiri, E. ferruginea*), mais il peut aussi se fermer complètement (*E. arborea, E. Gaudichaudiana*); enfin, quand il est largement ouvert dans le pétiole (fig. 91, *1—4*), ou bien il conserve la forme d'une lame très aplatie (*E. hortensis, E. argentea, E. ovata*), ou bien il se referme complètement ou peu s'en faut (*E. Oldhami, E. multiflora*).

D'une façon générale, le système vasculaire tend à se fermer en passant de „l'initiale" du pétiole à la pointe de la feuille.

Quelle que soit sa forme, le système vasculaire est toujours bordé inférieurement ou complètement entouré par une région péricyclique. Toutes proportions gardées, cette région augmente

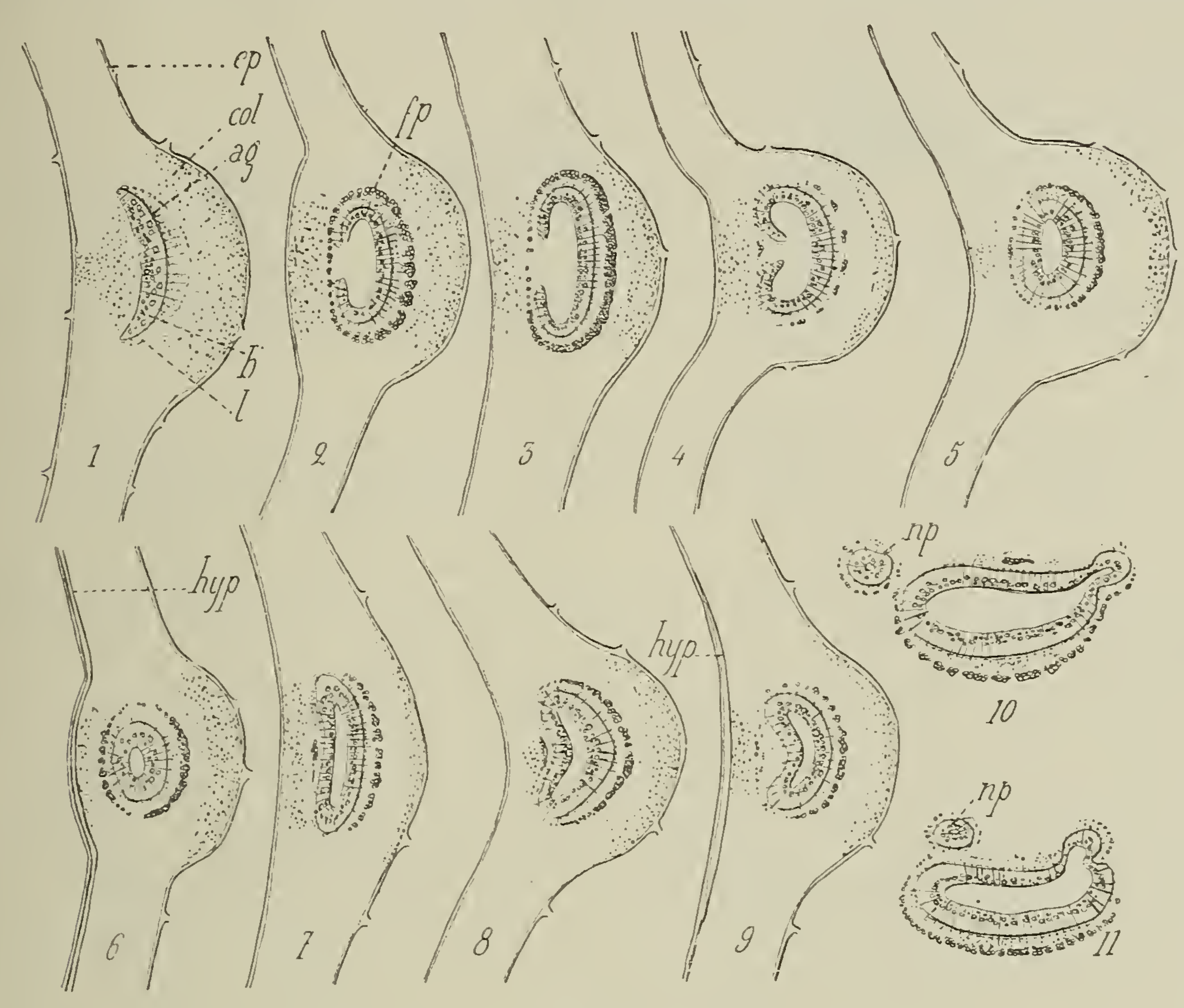


Fig. 91.

Nervure médiane des feuilles des *Elaeagnus* (coupes transv. schématiques) — 1, *E. hortensis*, *E. argentea* . . .; 2, *E. multiflora;* 3, *E. Zollingeri*, *E. Cumingii*, *E. ferruginea* . . . ; 4, *E. Loureiri ;* 5, *E. yunnanensis*, *E. rostrata* . . . ; 6, *E. pungens;* 7, *E. Gussoni*, *E. Gaudichaudiana* . . . ; 8, *E. triflora*, *E. Grijsii* . . .; 9, *E. Griffithii ;* 10 et 11, insertion des nervures primaires avec la nervure médiane, soit latéralement (10) soit au-dessus (11); hyp, hypoderme; ag, assise génératrice libéro-ligneuse; fp, fibres péricycliques.

d'importance et devient plus sclérenchymateuse en passant du pétiole à la nervure médiane; il se produit donc un renforcement de l'appareil de soutien, de la base du pétiole à la pointe du limbe; toutefois, dans *E. argentea* et dans *E. hortensis,* les nervures de tout ordre demeurent toujours dépourvues de fibres péricycliques. Les cordons de fibres péricycliques sont plus ou moins épais, plus ou moins denses; ils manquent habituellement sur les côtés du faisceau vasculaire, et parfois même à sa face supérieure (*E. triflora, E. Loureiri*, etc.). Comme dans le pétiole, ces fibres sont plus ou moins lignifiées, plus ou moins grosses suivant les espèces. L'épaisseur du péricycle, comparée à celle du liber, est assez variable: le rapport est souvent égal à 1 (*E. Grijsii, E. Loureiri, E. kologa,* et la plupart des espèces à feuilles persistantes); mais il est plus grand, de 2 à 4, chez beaucoup d'espèces à feuilles caduques (grande activité de la fonction chlorophyllienne).

Le liber a, comme le bois, la forme d'un arc ou d'un anneau fermé; il est généralement plus collenchymateux que dans le

pétiole et dans la tige, et l'épaisseur du collenchyme est très variable suivant les espèces. Des rayons médullaires unisériés, contenant souvent du tannin et de l'oxalate de calcium sableux, le divisent en îlots radiaux; ces rayons sont très nets dans *E. argentea*, *E. hortensis*, mais ils sont beaucoup moins distincts quand le liber est très collenchymateux (*E. kologa*). Le liber est généralement moins épais que le bois; il est particulièrement réduit dans *E. triflora* où il est 4 fois moins large que le faisceau ligneux; cependant l'arc ligneux et l'arc libérien ont sensiblement la même épaisseur dans la plupart des espèces à feuilles caduques (*E. hortensis*, *E. multiflora*, etc.).

La structure du bois est celle que nous avons décrite dans le pétiole; toutefois nous remarquerons que ses éléments y sont davantage lignifiés et que les trachéo-fibres y sont relativement plus nombreuses. L'insertion des nervures primaires se fait habituellement sur les côtés de l'anneau vasculaire, mais elle peut aussi avoir lieu à sa face supérieure (fig. 91, *11*), et dans ce cas, sur une section transversale, le faisceau vasculaire principal paraît parfois surmonté de 1 ou de deux autres petits faisceaux arrondis.

La moelle est comprise à l'intérieur de l'anneau vasculaire ou surmonte la région moyenne de la bande ligneuse lorsque le système vasculaire est ouvert. Dans le second cas, elle demeure ce qu'elle était dans le pétiole, c'est-à-dire qu'elle est formée de cellules étroites et cylindriques allongées parallèlement à la nervure; dans le premier cas, sa structure peut être différente de ce qu'elle est dans le pétiole. Ses principales modifications portent: 1° sur la formation fréquente de lacunes par écartement des cellules; 2° sur l'épaississement des parois cellulaires: certaines cellules arrondies de la région centrale deviennent souvent scléreuses (parois cellulosiques à grosses ponctuations elliptiques ou arrondies); de même, quelques cellules allongées de la région périmédullaire peuvent prendre l'aspect de fibres en épaississant et en lignifiant leurs parois. Entre ces cellules de soutien s'en trouvent d'autres à parois minces ou collenchymateuses et contenant assez rarement du tannin et de l'oxalate de calcium. Les caractères anatomiques de la moelle comptent parmi les plus fixes et sont d'une grande utilité en taxinomie.

— Petites nervures. — Dans la plus grande partie de leur longueur, les nervures primaires présentent généralement la même structure que la nervure médiane; mais, lorsque le bois forme un anneau fermé, cet anneau s'amincit de plus en plus vers le haut, à mesure que l'on s'approche de la marge. Le bois semble réduit par rapport au liber et le péricycle forme un cordon de sclérenchyme très épais à la face inférieure de la nervure, excepté chez *E. hortensis* et *E. argentea* où le péricycle est collenchymateux.

Il est aussi intéressant d'étudier les nervures primaires dans la région où elles deviennent plus ou moins parallèles à la marge pour se raccorder les unes aux autres (fig. 92). On obtient

alors 2 types de structure: dans l'un (fig. 92, III), la nervure est large et le bois en anneau (*E. kologa, E. Thwaitesii, E. rotundifolia*, etc.); dans l'autre (fig. II), la nervure est plus haute que large et le bois forme un petit massif triangulaire; c'est le cas le plus fréquent. Le bois est en grande partie formé de trachéo-

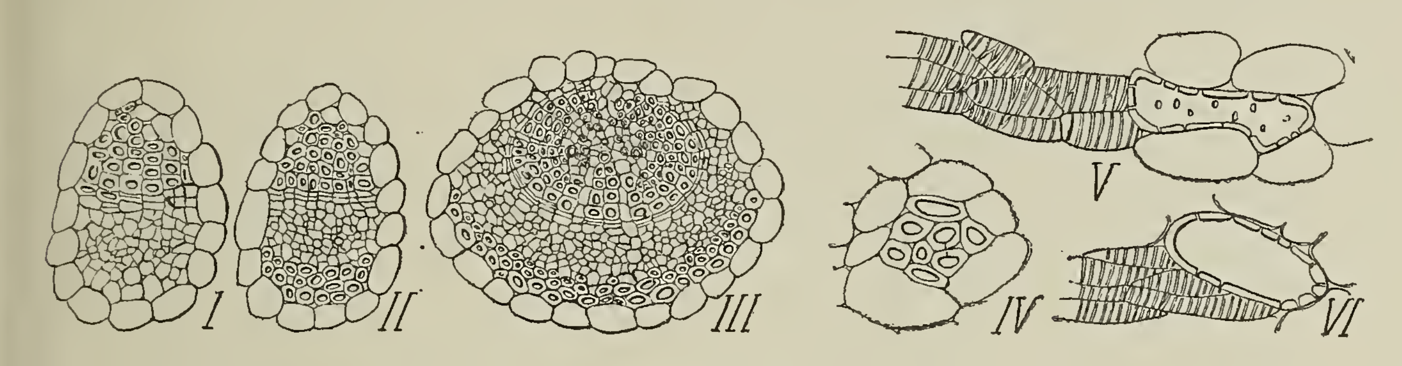


Fig. 92.
Petites nervures des feuilles des *Elaeagnus* — I, chez *E. hortensis* et *E. argentea*; II, chez la plupart des *Elaeagnus*; III et IV, *E. kologa*; V et VI, terminaison de quelques nervilles chez *E. hortensis*.

fibres, à parois plus ou moins lignifiées; on ne trouve que quelques vaisseaux annelés et spiralés, soit vers l'intérieur de l'anneau ligneux, soit vers le haut de la nervure lorsque le système vasculaire est ouvert.

Dans les nervures d'ordre inférieur, on voit disparaître graduellement le sclérenchyme péricyclique, puis le liber, et il ne reste plus alors que quelques courtes et larges trachéides. Chez *E. Grijsii*, les ramifications ultimes sont souvent terminées par de grosses cellules subscléreuses à ponctuations simples (fig. 92, V et VI). Dans certaines feuilles coriaces (*E. kologa, E. Thwaitesii*, etc.), il existe au sein du mésophylle de petits fascicules uniquement composés de trachéo-fibres et donnant une grande rigidité à la feuille. Enfin, autour des nervilles, se trouve une gaine plus ou moins nette de cellules aquifères, souvent remplies de tannin et renfermant des cristaux d'oxalate de calcium dans un grand nombre d'espèces. Nous avons résumé les principaux caractères de la feuille dans les tableaux de la page 303.

— Parenchyme foliaire — Epidermes. Les cellules épidermiques (fig. 93) situées au-dessus des plus grosses nervures sont très allongées et il n'en sera pas question dans l'exposé qui suit. Vues de face, les cellules épidermiques ont un contour rectiligne, curviligne onduleux ou sinueux. Elles sont 1° recticurvilignes (fig. 93, *1* et *5*) sur les deux faces de la feuille (*E. Davidi, E. viridis, E. difficilis, E. glabra, E. macrophylla, E. Gaudichaudiana, E. argentea, E. Oldhami*, etc.); 2° onduleuses ou sinueuses à la face supérieure des feuilles (fig. 93, *2* et *6*) et recticurvilignes à la face inférieure (*E. pungens, E. lanceolata, E. ferruginea, E. triflora, E. Griffithii, E. tonkinensis, E. Gussoni, E. latifolia, E. Thunbergii, E. Maximowiczii, E. ovata*, etc.); 3° rectilignes au-dessus et recticurvilignes au-dessous (*E. rotundifolia, E. Thwaitesii, E. Henryi*, etc.); 4° de forme variable suivant les divisions de l'espèce; ainsi, dans quelques variétés de l'*E. umbellata* ou de l'*E. multiflora*, elles

sont recticurvilignes à la face supérieure et onduleuses ou sinueuses à la face inférieure, tandis que pour d'autres variétés c'est la disposition inverse qui existe.

D'une façon générale, on voit: 1⁰ que les cellules de l'épiderme inférieur sont de contour tantôt plus sinueux, tantôt plus rectiligne que celles de l'épiderme supérieur; 2⁰ que lorsque la même espèce

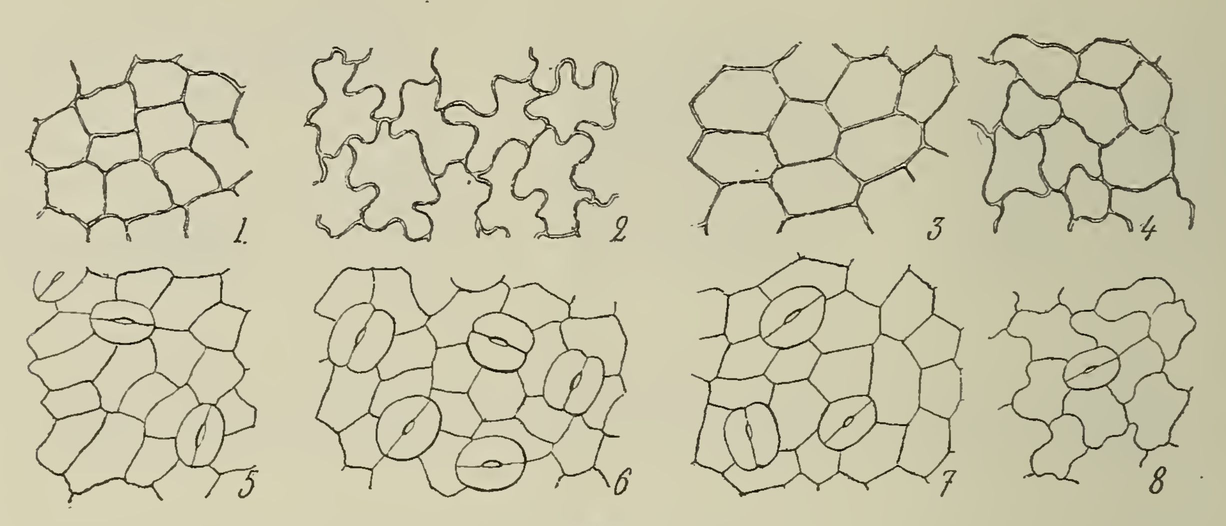


Fig. 93.

Epidermes supérieur et inférieur des feuilles d'*Elaeagnus* — 1 et 5, *E. Gaudichaudianna;* 2 et 6, *E. pungens;* 3 et 7, *E. Henryi;* 4 et 8, *E. yunnanensis;* gr. 150.

présente des formes plus xérophiles les unes que les autres, ce sont celles qui sont le mieux adaptées à la sécheresse qui présentent les cellules épidermiques les plus sinueuses; en effet, la sinuosité du contour, en arrêtant une bonne partie des radiations lumineuses et calorifiques, atténue les conséquences préjudiciables d'une trop vive insolation; cependant, cette considération ne nous permet pas d'expliquer pourquoi les cellules épidermiques du verso des feuilles sont assez fréquemment plus sinueuses que celles du recto; 3⁰ que la forme des cellules épidermiques, parfois caractéristique de l'espèce, est au contraire, dans certains cas, extrêmement variable.

Maintenant, si dans une même feuille, nous portons notre attention sur les grandeurs relatives des cellules épidermiques, nous constaterons qu'elles ont sensiblement la même surface sur un même côté de la feuille, mais que celles de la page inférieure présentent une réduction d'un tiers ou d'un quart sur les dimensions linéaires des éléments de la page opposée. Le diamètre moyen des cellules épidermiques supérieures est très variable suivant les espèces; il est de 20 à 30 μ chez *E. triflora, E. tonkinensis, E. Oldhami, E. macrophylla,* etc.; de 35 à 45 μ chez *E. pungens, E. umbellata, E. argentea, E. Loureiri, E. arborea, E. ovata,* etc.; les plus grandes cellules s'observent chez *E. hortensis* et *E. multiflora* où elles ont parfois un diamètre de 60 à 70 μ. Les dimensions des cellules étant en certains cas assez variables, elles nous paraissent plus propres à caractériser les divisions de l'espèce que l'espèce elle-même.

Sur une coupe perpendiculaire à la surface du limbe, les cellules épidermiques sont généralement tabulaires et celles de l'épiderme supérieur paraissent deux fois ou même trois fois plus hautes

que celles de l'épiderme inférieur. Leur hauteur semble s'élever avec le degré de xérophilie; elle est de 45 μ chez *E. Henryi* (épiderme supérieur); de 10 μ chez *E. argentea,* mais elle est généralement voisine de 20 μ. Leurs parois sont plus épaisses à la face supérieure du limbe qu'à la face inférieure et elles sont subcollenchymateuses dans les espèces à feuilles coriaces (*E. kologa, E. pungens*).

La cuticule est toujours lisse ou faiblement verruqueuse; elle est plus forte au-dessus qu'au-dessous du limbe; considérée à la face supérieure de la feuille, elle est: 1⁰ mince (1—2 μ) dans les espèces à feuilles caduques, dans *E. conferta, E. Loureiri, E. Griffithii, E. Gaudichaudiana, E. rostrata, E. tonkinensis, E. Zollingeri,* etc.; 2⁰ très épaisse dans *E. kologa* (4—6 μ), *E. pungens* (6—9 μ), *E. Henryi* (12—15 μ); 3⁰ d'épaisseur moyenne (2—4 μ) dans E. *triflora, E. Cumingii, E. difficilis*; 4⁰ d'une épaisseur d'autant plus grande dans une même espèce que la forme considérée est plus xérophile (fig. 94, V et VI).

Les cellules épidermiques ont un contenu très clair, sont dépourvues de tannin et contiennent parfois quelques cristaux d'oxalate de calcium dans l'épiderme supérieur (*E. conferta, E. Davidi, E. viridis, E. Cumingii, E. tonkinensis, E. triflora, E. Schlechtendalii,* etc.).

Poils. Nous savons que les poils sont de formes assez différentes: 1⁰ disques plus ou moins réguliers, plus ou moins étoilés et aplatis, et généralement supportés par des pédoncules très courts; 2⁰ poils fasciculés sessiles ou longuement pédonculés; 3⁰ poils discoïdes surmontés dans leur région centrale d'une aigrette de cellules libres. Le dessus des feuilles adultes est généralement glabre, sauf dans *E. argentea* et *E. hortensis* où il demeure recouvert de poils écailleux; le dessous est toujours recouvert d'un épais revêtement pileux (poils étoilés et discoïdes superposés, lorsqu'il est d'aspect uni; poils fasciculés, lorsqu'il est tomenteux).

La forme des poils est dans certains cas très caractéristique pour l'espèce; ainsi, *E. Grijsii* présente des poils fasciculés longuement pédonculés d'un aspect très particulier; *E. yunnanensis,* à côté de poils ressemblant un peu aux précédents, mais à pédoncule plus court, offre en outre des écailles surmontées d'un petit chaperon discoïde, et qui lui sont propres; les grosses écailles à cellules libres dans leur région centrale ne s'observent que dans 4 espèces: *E. pungens, E. lanceolata, E. multiflora* et *E. umbellata,* mais sans que leur présence soit pourtant absolument constante. Toutefois, malgré leurs formes variées, les poils ne peuvent rendre en taxinomie les services qu'on pourrait en attendre, car ces formes, comme nous l'avons déjà exprimé, sont parfois très variables avec les conditions du milieu. Les poils étoilés étant ordinairement mélangés aux poils discoïdes, nous avons recherché s'il existait quelque fixité dans le rapport des nombres de ces deux formes de poils pour une espèce déterminée, et nous avons constaté que ce rapport, très difficile à évaluer avec précision, était des plus variables et qu'il fournirait tout au plus quelques indications pour la détermination des variétés.

Le diamètre des plus grosses écailles atteint de 0,6 mm à 1 mm; celui des poils étoilés est généralement plus petit. Nous savons que ces poils sont incolores ou prennent des teintes variant du jaune clair au rouge cuivreux, par accumulation de substances tannoïdes; ce sont eux qui donnent sa coloration à la face inférieure des feuilles. Cette face est généralement argentée ou peu colorée dans les espèces des pays froids ou tempérés (*E. argentea*, *E. hortensis*, etc.); mais, dans les espèces des pays chauds, elle est souvent d'une teinte brune plus ou moins foncée ou rougeâtre (*E. Thwaitesii*, *E. rotundifolia*, *E. tonkinensis*, *E. Gaudichaudiana*, *E. Loureiri*, etc.).

Stomates. Les stomates, de forme arrondie et faiblement elliptique, sont, comme nous le savons, du type dit „renonculacé" et entourés de 4—7 cellules annexes disposées sans ordre et parfois subdivisées par une cloison parallèle au contour du stomate (fig. 93). L'ostiole s'ouvre habituellement sur un tiers environ de la ligne de suture; toutefois il est un peu plus grand dans *E. hortensis*, *E. argentea*, etc. et un peu plus petit dans *E. kologa*, *E. tonkinensis*. Les bords de cette ouverture sont lisses d'ordinaire, mais ils sont fortement cutinisés et garnis d'aspérités dans *E. triflora*. Sur des coupes perpendiculaires à la surface du limbe, on voit que les stomates sont toujours plus ou moins exserts: leur saillie varie du quart à l'épaisseur entière de l'épiderme. La hauteur des cellules stomatiques est, tantôt sensiblement égale à celle des cellules annexes, tantôt un peu moindre; cette dernière disposition est assez fréquente dans les espèces tropicales. Le plus grand diamètre des stomates (ligne de suture) est compris entre 22 et 35 μ; dans les neuf d xièmes des espèces, il varie entre 22 et 25 μ; ce sont les espèces à feuilles caduques qui présentent les plus grands stomates (*E. argentea*, *E. hortensis*, *E. umbellata*); mais, dans ces dernières espèces, les dimensions peuvent être assez variables suivant les sous-espèces. Quant à la chambre sous-stomatique, elle est d'autant plus développée que le tissu lacuneux du mésophylle est plus lâche.

Si l'on fait exception pour *E. argentea*, les stomates sont toujours uniquement répartis sur la face inférieure du limbe. Leur nombre est assez variable: chez *E. argentea*, on compte de 30 à 125 stomates par mm² à la face supérieure du limbe, et de 150 à 360 à la face inférieure; ce sont les espèces tropicales, et parmi celles-ci, les formes dont les cellules épidermiques sont les moins grandes, qui présentent le plus de stomates: comme si le stomate devait surtout servir à l'accomplissement des phénomènes de transpiration, modérateurs de la chaleur. Ainsi, il existe de 500 à 700 stomates par mm² chez *E. rotundifolia*, *E. kologa*, *E. Thwaitesii*, *E. caudata*, *E. arborea*, *E. conferta*, *E. ovata*, *E. Oldhami*, etc., tandis qu'il s'en trouve seulement de 300 à 450 dans *E. umbellata*, *E. hortensis*, *E. multiflora*.

En résumé, en faisant abstraction de quelques détails de structure peu importants, nous devons reconnaître que le mode de développement et la forme de l'appareil stomatique des feuilles

présentent une remarquable uniformité dans toute l'étendue de la famille des Eléagnacées, et nous ne pouvons que nous ranger à l'opinion de Vesque (107) quand il énonce en tête de ses caractères de famille: 1⁰ le mode de développement des stomates; 2⁰ l'aspect de l'appareil stomatique adulte.

Mésophylle. Le mésophylle (fig. 94) est particulièrement épais (0,5—1 mm) chez les espèces à feuilles coriaces: *E. kologa, E. pungens, E. Henryi, E. lanceolata, E. rotundifolia, E. Thwaitesii,* etc.; mais son épaisseur est inférieure à 0,5 mm pour les feuilles non coriaces.

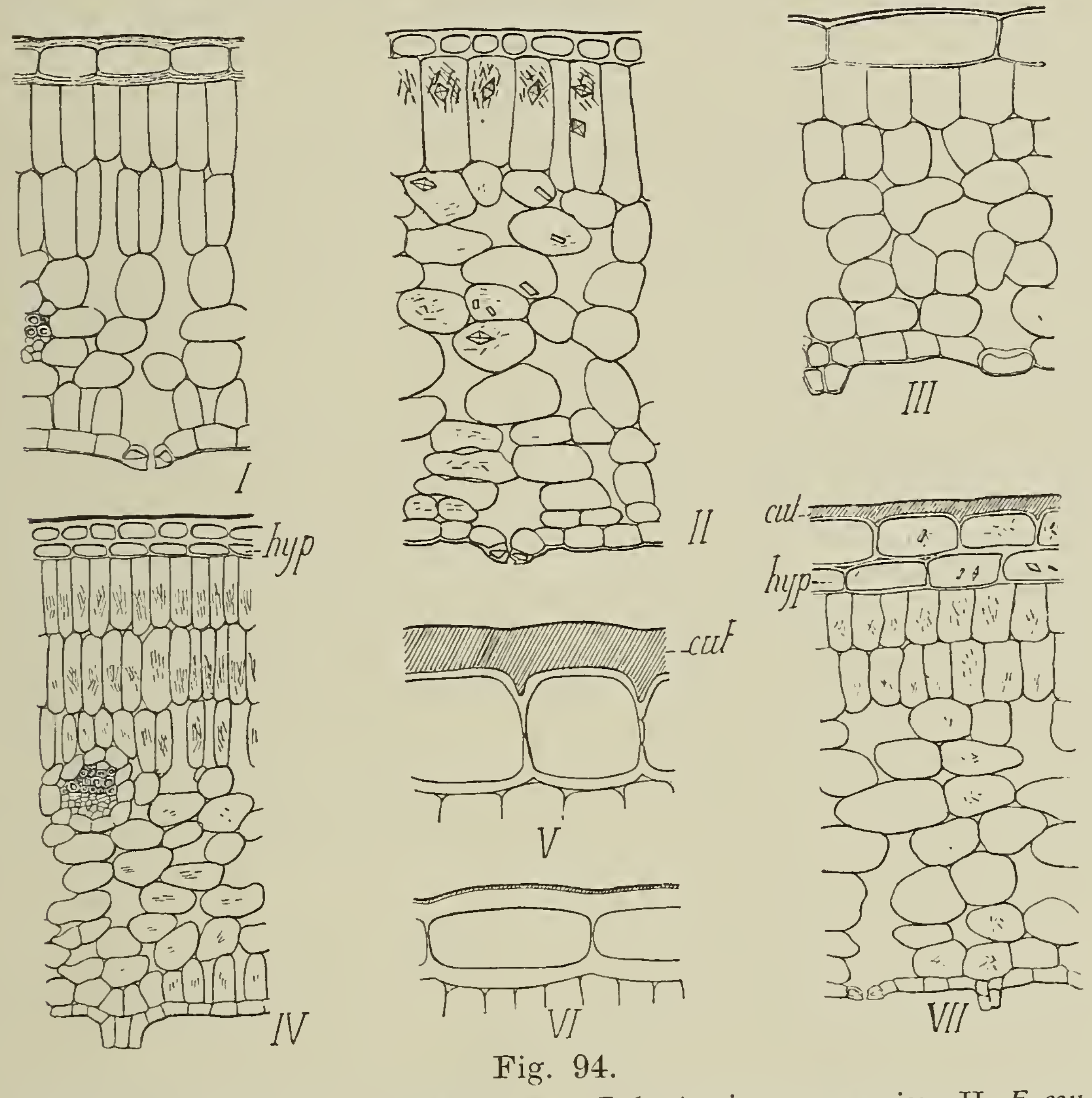


Fig. 94.

Mésophylle des feuilles des *Elaeagnus* — 1, *E. hortensis* ssp. *songorica*; II, *E. conferta* ssp. *javanica*; III, *E. multiflora* ssp. *hortensis*; IV, *E. macrophylla*; VII, *E. Bockii*; gr. 60; V, épiderme supérieur de la feuille de l'*E. Henryi*; VI, de la feuille de l'*E. arborea*; gr. 180.

La présence d'un hypoderme (fig. 94, IV et VII) au-dessous de l'épiderme supérieur est d'une constance absolue dans certaines espèces xérophiles où il sert de réservoir d'eau (*E. macrophylla, E. pungens, E. lanceolata, E. Maximowiczii, E. Davidi, E. Bockii, E. viridis*); partout ailleurs cet hypoderme manque ou est réduit à une plage étroite bordant la nervure médiane, comme dans *E. glabra* et *E. Griffithii*. Les cellules de l'hypoderme sont tabulaires, à parois collenchymateuses, plus larges et plus hautes que les cellules de l'épiderme placées au-dessus; elles sont riches en eau, dépourvues de chlorophylle et d'amidon, mais elles contiennent assez souvent des aiguilles d'oxalate de calcium (*E. Davidi, E. viridis*).

Le mésophylle est d'ordinaire à structure bifaciale: tissu palissadique à la face supérieure et tissu lacuneux au-dessous;

mais, en certains cas, l'assise qui touche à l'épiderme inférieur peut allonger plus ou moins ses cellules, de sorte que la structure du mésophylle devient submonofaciale et doublement palissadique. Ce type de structure (fig. 94, IV) est constant dans *E. argentea, E. macrophylla, E. indica*; et il peut être particulier à certaines variétés, à l'exclusion des autres dans une même espèce (*E. hortensis, E. glabra, E. conferta*).

Dans la plupart des espèces, le tissu palissadique supérieur comprend une ou deux assises de palissades; mais dans *E. pungens* et quelques espèces voisines, *E. Henryi, E. Thunbergii*, etc., il existe au moins 3 assises de cellules palissadiques. Ces 3 assises sont déjà très nettes dans les jeunes feuilles au moment où elles sortent du bourgeon et nous les avons toujours retrouvées dans tous les échantillons que nous avons examinés (échantillons provenant de plantes situées dans des conditions normales); aussi, bien que le nombre des assises de cellules palissadiques constitue un caractère d'ordre purement quantitatif, il nous paraît cependant utile à consulter pour la détermination de quelques espèces d'*Elaeagnus*.

Si l'on compare l'épaisseur du tissu palissadique à celle du mésophylle, on voit que le rapport, souvent voisin de $^1/_2$, est assez variable, même au sien d'une même espèce: il atteint $^2/_3$ pour *E. Maximowiczii*, et il est compris entre $^1/_3$ et $^1/_6$ pour *E. conferta*. Les cellules de la 1ère assise palissadique sont parfois modifiées au-dessous des cicatrices laissées par la chute des gros poils qui recouvraient le dessus des jeunes feuilles; elles sont alors très courtes et prennent l'aspect collenchymateux des cellules hypodermiques. Le tissu lacuneux est formé de cellules plus ou moins régulières et laissant entre elles des lacunes de grandeur variable; il est plus compact dans les espèces xérophiles que dans celles qui vivent sous un climat humide.

L'oxalate de calcium semble manquer dans *E. macrophylla, E. caudata, E. Gaudichaudiana*, etc.; il est rare dans *E. hortensis, E. triflora, E. ferruginea, E. tonkinensis, E. Zollingeri*, etc.; il est au contraire abondant chez *E. viridis, E. Thunbergii, E. Maximowiczii, E. Henryi, E. difficilis, E. Cumingii;* sa présence ainsi que la forme de ses cristaux ne sont pas toujours constantes chez une même espèce: ainsi, dans *E. glabra, E. conferta, E. pungens*, etc., tantôt il existe des cristaux d'oxalate de calcium, tantôt il n'y en a pas; de même chez *E. multiflora, E. kologa, E. conferta*, etc., certaines sous-espèces contiennent des octaèdres, tandis que d'autres n'ont que des aiguilles prismatiques. En taxinomie, il est donc prudent de ne tenir compte qu'avec beaucoup de réserve des caractères fournis par les cristaux du limbe foliaire.

Les substances tannoïdes ne font jamais défaut; elles sont plus abondantes dans les espèces des régions chaudes que dans celles des pays froids ou tempérés; pendant la dessication de la feuille, elles prennent des teintes qui varient entre le jaune et le brun ou entre le brun et le noir verdâtre. En certains cas, elles sont colorées, même dans la feuille vivante, et sont la cause des

macules rousses des feuilles de l'*E. latifolia* et de l'*E. triflora,* des macules brun-acajou de l'*E. Cumingii,* des macules noir-verdâtre de l'*E. rotundifolia* et de l'*E. ferruginea* ssp. *sumatrana* (fig. 95); elles sont

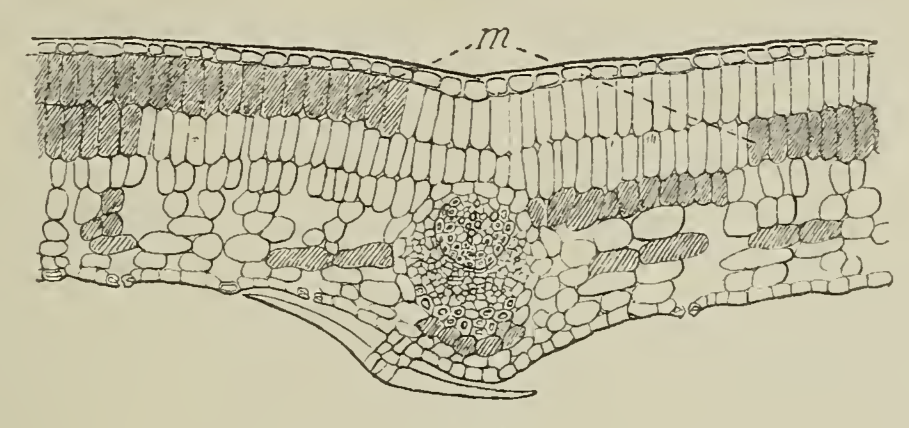


Fig. 95.

Feuilles maculées — Section transversale du limbe de l'*Elaeagnus ferruginea* ssp. *sumatrana;* gr. 40; m, cellules pleines d'un contenu coloré (tannoïdes).

alors localisées dans des groupes de cellules réunies en plages distinctes et appartenant soit à la première, soit à la seconde des assises palissadiques. Elles se forment de bonne heure et l'on peut déjà distinguer quelques macules sur les jeunes feuilles à leur sortie du bourgeon. D'une façon générale, les tannoïdes sont surtout condensés dans le tissu palissadique, dans la gaine des nervures et dans l'assise du parenchyme lacuneux qui touche à l'épiderme inférieur.

Marge des feuilles. La marge des feuilles (fig. 96) présente un ensemble de dispositions propres à la garantir contre une transpiration excessive: 1° elle est toujours enveloppée par un revêtement de poils très abondants; 2° la cuticule et les parois externes des cellules épidermiques, celles-ci particulièrement hautes, y sont plus épaisses que sur les autres parties du limbe; 3° elle est dépourvue de stomates; 4° elle présente généralement

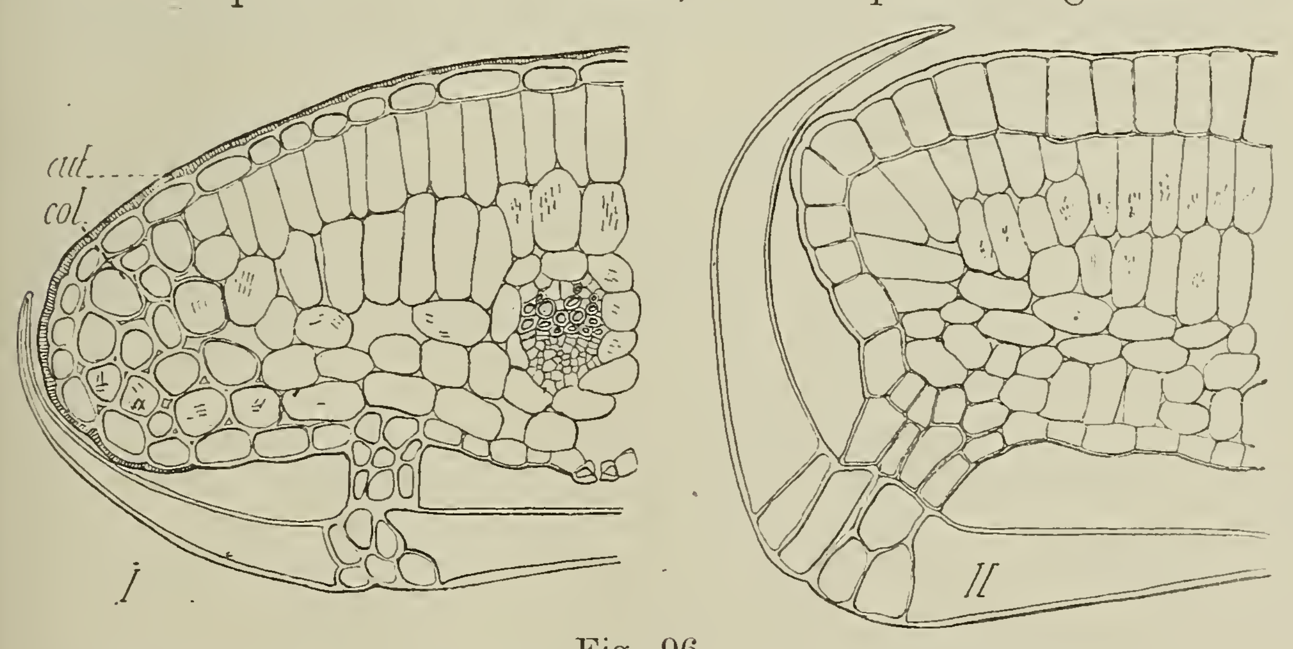


Fig. 96.

Marge des feuilles — I, *Elaeagnus yunnanensis;* II, *E. hortensis;* gr. 50.

une bande périphérique de tissu collenchymateux plus ou moins dense et il est assez rare que les assises du tissu palissadique s'y prolongent en réduisant progressivement leur hauteur (*E. hortensis*); 5° quand il existe un hypoderme à la face supérieure du limbe, il contourne la marge et s'arrête au niveau de l'épiderme inférieur; 6° chez quelques espèces des pays tropicaux (*E. kologa*

ssp. *macrophylla, E. conferta* ssp. *mollis*), il se produit parfois des cloisonnements parallèles au bord marginal (fig. 98, III) dans les cellules qui l'avoisinent, et les éléments ainsi produits, en subérifiant leurs parois, protègent contre la dessication les tissus plus internes de la feuille.

Panachure des feuilles.

Une panachure d'un blanc jaunâtre peut atteindre les feuilles de certains spécimens de l'*E. pungens*; elle est ordinairement marginale dans la variété dénommée *aurea* par les jardiniers et elle s'étend particulièrement dans la région moyenne du limbe dans la variété *Frederici variegata.*

Nous avons recherché: 1⁰ quelles étaient les modifications anatomiques en rapport avec la panachure; 2⁰ si la panachure, généralement considérée comme une maladie, était une maladie locale ou générale chez *E. pungens.*

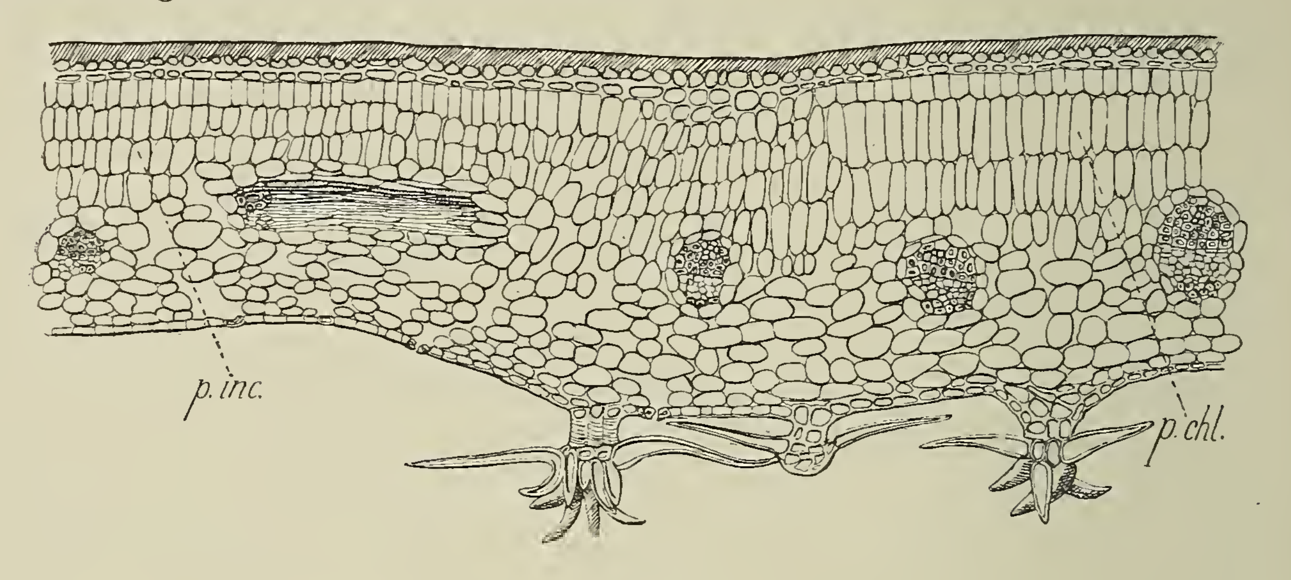


Fig. 97.

Panachure des feuilles — Coupe transversale d'une feuille panachée d'*Elaeagnus pungens;* p. chl, parenchyme vert; p. inc, parenchyme incolore (épaississement moindre); gr. 40.

Pour résoudre commodément la 1ère question, nous avons choisi une feuille panachée présentant une grande bande verte sur une seule moitié du limbe, de façon à comparer des régions symétriquement placées par rapport à la nervure médiane (coupes transversales perpendiculaires à la nervure médiane et allant d'un bord du limbe à l'autre).

Les résultats de nos observations (fig. 97) sont les suivants: dans la partie panachée, comparée à la partie verte; 1⁰ le mésophylle est moins épais (constatation facile à faire, même à l'œil nu) et sa réduction porte surtout sur la hauteur des cellules palissadiques; 2⁰ la cuticule est plus forte, le tissu lacuneux plus dense, les cellules épidermiques supérieures plus sinueuses, moins grandes et à parois latérales plus épaisses (fig. 97 bis); les stomates un peu plus petits, les poils discoïdes avec une aigrette de cellules libres, moins nombreux. En somme, les parties jaunâtres sont mieux garanties que les autres contre les pertes d'eau, propriété qui doit leur être utile en raison de leur plus faible énergie vitale (protoplasme peu dense, très aqueux); 3⁰ le tannin semble manquer.

Pour résoudre la deuxième question: la panachure est elle une maladie générale ou locale?, nous commencerons par remarquer: 1⁰ que la panachure existe déjà dans les jeunes feuilles à leur sortie du bourgeon, comme on peut s'en convaincre en les examinant par transparence; 2⁰ que les arbustes panachés ne donnent qu'un petit nombre de fleurs, lesquelles sont un peu différentes de celles des plantes normales; 3⁰ que leurs graines, excessivement rares, ne paraissent pas germer et qu'on les propage par boutures; 4⁰ qu'ils sont de taille un peu réduite?

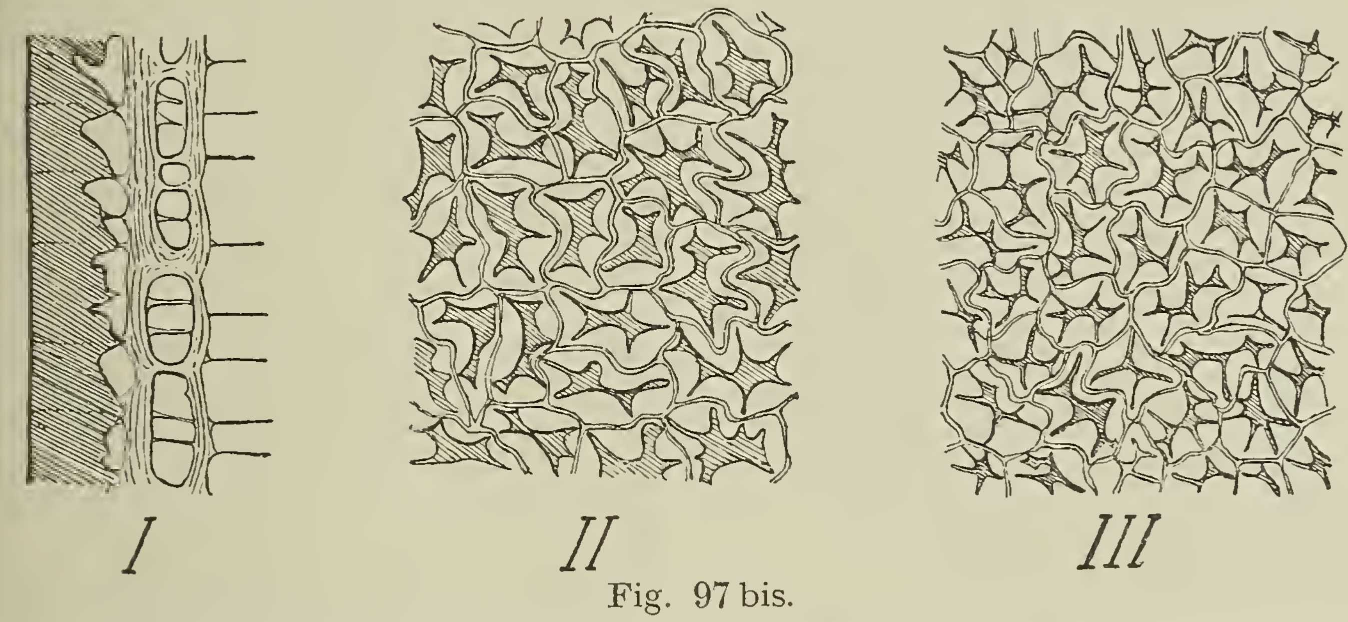


Fig. 97 bis.

Feuilles panachées de l'*Elaeagnus pungens* — I, section transversale de l'épiderme et de l'hypoderme (région dépourvue de chlorophylle; II, cellules de l'épiderme supérieur, vues par leur face externe (partie verte); III, ces mêmes cellules dans la région panachée.

Enfin, si nous comparons la structure d'une feuille provenant d'une plante normale à une feuille verte ou presque totalement verte d'un arbuste à feuilles ordinairement panachées, en ayant soin de choisir des feuilles du même âge, de même taille et semblablement placées sur les rameaux, nous constatons certaines différences: ainsi, la première contient des grains de chlorophylle plus petits et plus nombreux que ceux de la seconde; seule, elle renferme des aiguilles d'oxalate de calcium dans son épiderme et son hypoderme; sa première assise de palissades est toujours très allongée, très chlorophyllienne, tandis que dans la feuille de la plante panachée cette assise est souvent de faible hauteur et moins riche en chlorophylle que l'assise sous-jacente.

Pour toutes ces raisons, nous admettons donc que la panachure, chez *E. pungens*, n'est pas une maladie localisée en certains points de la feuille, mais bien une maladie générale atteignant tout l'arbuste. A. Rodrigue, Mlle. (90) est d'ailleurs arrivée à cette même conclusion après une étude générale sur les feuilles panachées.

Galles. Action des piqûres d'insectes.

Comme nous le savons déjà, certains insectes du groupe des Coccides vivent en parasites à la face inférieure des feuilles de l'*E. pungens* et des espèces voisines (*E. lanceolata*, *E. macrophylla* etc.); ils se fixent par leur rostre, soit le long de la nervure médiane, soit au voisinage de la marge. Sous l'action de leurs piqûres, la structure de la nervure (fig. 98, II) se modifie de la façon suivante (étude de coupes pratiquées sur *E. lanceolata*): 1⁰ le parenchyme

cortical s'hypertrophie autour de la blessure, laquelle se trouve circonscrite latéralement par des cellules subéreuses provenant du cloisonnement des cellules avoisinantes; 2⁰ le nombre des fibres diminue dans la région péricyclique; 3⁰ le faisceau ligneux est

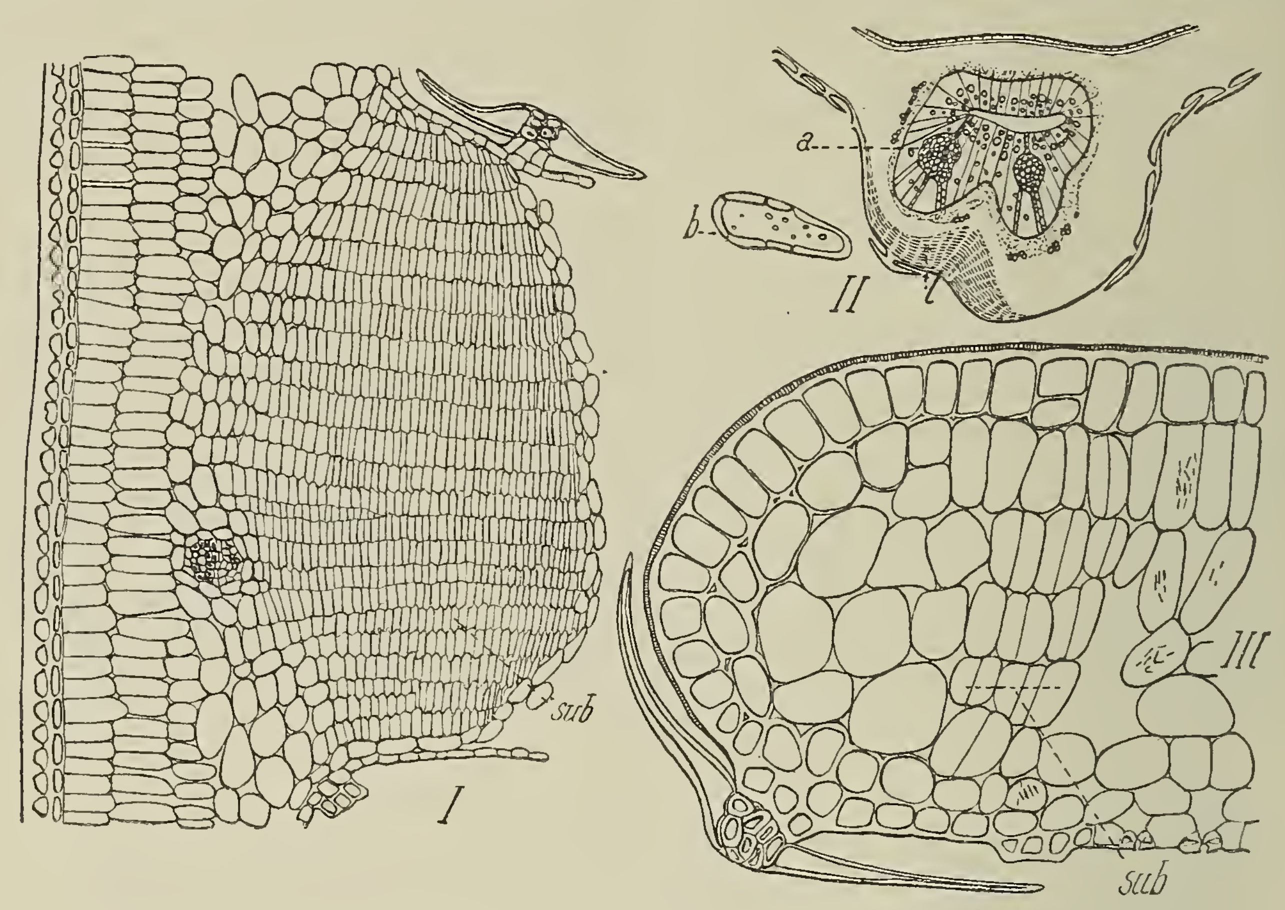


Fig. 98.

Action des piqûres des Coccides : I, sur la face inférieure des feuilles de l'*Elaeagnus lanceolata*; gr. 40; II, sur la nervure médiane de cette feuille (production de liège, l et dilatation des rayons médullaires, a); b, une cellule scléreuse de a; III, formation d'une couche de liège marginal dans une feuille de l'*E. kologa* ssp. *macrophylla*.

considérablement déformé et renferme de grands îlots de parenchyme ligneux à cellules très irrégulières et en relation avec les rayons médullaires dont ils ne sont vraisemblablement qu'une hypertrophie; 4⁰ une grande quantité de substances brunes tanniques s'accumulent dans le liège cicatriciel et dans le parenchyme cortical voisin. Le long de la marge, les coccides déterminent la formation de petites taches brunes, arrondies, bordant parfois régulièrement tout le contour de la feuille (*E. lanceolata* ssp. *grandifolia*). Sur une section perpendiculaire à la surface de l'épiderme, on remarque que ces taches (fig. 98, I) sont des émergences constituées par des cellules de liège provenant d'une assise génératrice sise dans le tissu lacuneux du parenchyme foliaire.

Résumé.

Afin de résumer notre étude sur les feuilles des *Elaeagnus*, nous donnons ci-après des tableaux analytiques où se trouvent condensés la plupart de nos résultats; ils permettent de déterminer anatomiquement: 1⁰ l'espèce; 2⁰ les subdivisions de quelques espèces. Les tableaux qui concernent la distinction des sous-espèces ou espèces affines ont l'avantage de faire connaître l'amplitude des variations de certains caractères dans l'étendue d'une même espèce linnéenne et, par là même, les caractères spécifiques qui sont les plus fixes.

Anatomie comparée des nervures de la feuille (genre *Elaeagnus*).

I. Le système vasculaire du pétiole a la forme d'un arc très ouvert.

- Trachéo-fibres lisses intérieurement. (Système vasculaire de la nervure médiane en forme d'une lame plate, très faiblement arquée; pas de sclérenchyme péricyclique) . . . . . *E. argentea* Pursh
- Trachéo-fibres rayées intérieurement
  - Système vasculaire ouvert, en forme de lame plate, légèrement arquée
    - Absence de fibres péricycliques; péricycle 3—4 fois moins épais que le liber; parenchyme supra et infra-vasculaire sans dépôts cristallins; cellules épidermiques supérieures fortement bombées vers l'extérieur et recouvertes par une cuticule épaisse (5 μ) . . . . . *E. hortensis* M. B.
    - De nombreuses fibres dans le péricycle, constituant un arc fibreux très épais, d'une épaisseur double de celle du liber; parenchyme supra et infra-vasculaire, bourré d'aiguilles d'oxalate de calcium; cellules épidermiques supérieures non bombées vers l'extérieur, recouvertes d'une cuticule épaisse de 2 μ environ . . . . . *E. ovata* Serv.
  - Système vasculaire en anneau fermé ou légèrement ouvert
    - Système vasculaire toujours bien fermé; stomates sur la face inférieure de la nervure; péricycle épais présentant de nombreux îlots fibreux . . . . . *E. Oldhami* Schlecht.
    - Système vasculaire fermé ou légèrement ouvert; pas de stomates sur la face inférieure de la nervure médiane; sclérenchyme péricyclique très variable
      - Face supérieure de la nervure glabre (feuille adulte) . . . . . *E. multiflora* Thbg.
      - Face supérieure de la nervure avec quelques poils fascieulés . . . . . *E. umbellata* Thbg.

II. Le système vasculaire du pétiole a la forme d'un anneau fermé ou légèrement ouvert.

- Trachéo-fibres rayées intérieurement
  - Hypoderme simple ou double au-dessus de la nervure médiane et formant une couche unique sur tout le reste du limbe
    - La surface supérieure de la nervure est convexe
      - Fibres péricycliques creusées de sillons extérieurement . . . . . *E. macrophylla* Thbg.
      - Fibres péricycliques lisses . . . . . *E. pungens* Thbg.
    - La surface supérieure de la nervure est plane ou légèrement concave
      - Moelle à cellules scléreuses
        - Nervure de section très arrondie, très saillante à la face inférieure de la feuille, d'une épaisseur égale à 2 fois celle de la région voisine du limbe; cuticule mince . . . . . *E. Maximowiczii* Serv.
        - Nervure très large, médiocrement saillante et dont l'épaisseur n'atteint pas 2 fois celle de la partie adjacente du limbe; cuticule épaisse pénétrant entre les cellules . . . . . *E. lanceolata* Warb.
      - Moelle sans cellules scléreuses
        - Cristaux dans l'épiderme et l'hypoderme
          - 2 rangées de cellules hypodermiques; parenchyme supra-vasculaire formé par 5—6 assises de cellules arrondies . . . . . *E. viridis* Serv.
          - Hypoderme simple; parenchyme supra-vasculaire réduit à une seule assise cellulaire . *E. Davidi* Franchet
        - Pas de cristaux dans l'hypoderme et l'épiderme . . . . . *E. Bockii* Diels
  - Pas d'hypoderme au-dessus de la nervure médiane; pas de fibres périmédullaires
    - Face inférieure de la nervure médiane non tomenteuse, recouverte de poils écailleux; parenchyme cortical supra-vasculaire épais de 5 à 8 assises cellulaires
      - Surface de la nervure médiane plane ou légèrement convexe; moelle à cellules scléreuses . . . . . *E. difficilis* Serv., *E. Thunbergii* Serv.
      - Surface de la nervure bombée au-dessus; moelle sans cellules scléreuses . . . . . *E. Henryi* Warb.
    - Face inférieure de la nervure tomenteuse, recouverte de poils fasciculés longuement pédonculés; anneau vasculaire presque entièrement recouvert par la 1ère assise de palissades . . . . . *E. Grijsii* Hance
  - Hypoderme peu étendu, recouvrant la nervure médiane et une très faible partie de la région voisine du limbe, à peine plus large que la nervure médiane; quelques fibres périmédullaires . . . . . *E. glabra* Thbg.
- Trachéo-fibres lisses intérieurement
  - Hypoderme partiel s'étendant sur la nervure médiane et sur la région avoisinante du limbe . . . . . *E. Griffithii* Serv.
  - Pas d'hypoderme s'étendant sur la région voisine du limbe
    - Poils fasciculés, longuement pédonculés, donnant un aspect tomenteux à la nervure (cellules de la gaine vasculaire à parois cutinisées; parenchyme supra-vasculaire à 7 assises de cellules très collenchymateuses et un peu aplaties tangentiellement) . . . . . *E. yunnanensis* Serv.
    - Poils non fasciculés; nervure non tomenteuse
      - Système vasculaire fermé (Groupe homogène)
        - Parenchyme supra-vasculaire, peu collenchymateux, épais de 2 assises de grosses cellules arrondies . . . . *E. Zollingeri* Serv.
        - Parenchyme supra-vasculaire épais de 5 à 6 cellules
          - Liber très étroit, d'une épaisseur de 3 à 4 fois plus petite que celle de la bande ligneuse dans la région médiane; sclérenchyme péricyclique bien développé au-dessus du système vasculaire, mais le plus souvent absent à sa face supérieure . . . . . *E. triflora* Roxb.
          - Nervures ne présentant pas ces caractères; liber d'une plus grande importance relative
            - Nervure recouverte de poils écailleux de couleur rouge-cuivre . *E. Gaudichaudiana* Schlecht., *E. Gussoni* Gasp., *E. tonkinensis* Serv., *E. Thwaitesii* Schlecht.
            - Poils argentés et ferrugineux entremêlés . . . . . *E. Cumingii* Schlecht., *E. rostrata* Serv., *E. kologa* Schlecht., *E. latifolia* L., *E. conferta* Roxb., *E. arborea* Roxb.
            - Poils argentés . . . . . *E. Schlechtendalii* Serv., *E. caudata* Schlecht., *E. indica* Serv.
      - Système vasculaire ouvert, déjà ouvert dans le pétiole
        - Moelle hétérogène. Cellules à parois minces et cellules à parois sub-scléreuses
          - Tannin peu abondant, de couleur jaunâtre quand il est sec; pas d'octaèdres d'oxalate de calcium dans le parenchyme pétiolaire . . . . . *E. Loureiri* Champ.
          - Tannin abondant, de couleur noir-verdâtre quand il est sec; nombreux cristaux octaédriques et prismatiques dans le parenchyme cortical pétiolaire . . . . . *E. rotundifolia* Schlecht.
        - Moelle homogène; cellules à parois faiblement collenchymateuses . . . . . *E. ferruginea* Rich.

Anatomie comparée de la feuille (genre *Elaeagnus).*

I. Système vasculaire du pétiole en arc très ouvert (la plupart des espèces de la Section des *Deciduae).*

- Trachéo-fibres lisses intérieurement; stomates à la face supérieure du limbe; épidermes supérieur et inférieur de hauteur sensiblement égale (mésophylle à structure monofaciale bipalissadique; péricycle du pétiole et des nervures dépourvu de fibres) . . . . . *E. argentea* Pursh
- Trachéo-fibres rayées intérieurement; épiderme supérieur non stomatique; hauteur de l'épiderme inférieur égale à $^{1}/_{3}$ environ de celle de l'épiderme supérieur
  - Face supérieure des feuilles abondamment recouverte de poils; péricycle du pétiole et des nervures dépourvu de fibres . . . . . *E. hortensis* M. B.
  - Face supérieure des feuilles glabre ou presque glabre; péricycle du pétiole et des nervures pourvu de fibres
    - Poils fasciculés à la face supérieure du limbe, le long des nervures, et donnant à ces nervures un aspect poussiéreux; stomates sur le pétiole . . . . . *E. umbellata* Thbg.
      (Rem. Dans certaines sous-espèces l'arc vasculaire prend une forme très recourbée et se ferme presque complètement.)
    - Pas de poils fasciculés le long des nervures à la face supérieure des feuilles; pas de stomates sur le pétiole; système vasculaire du pétiole en arc toujours bien ouvert
      - Système vasculaire de la nervure médiane ayant la forme d'une lame aplatie faiblement recourbée, et recouvert par la première assise palissadique; feuilles minces, épaisses de 0,12 mm; cellules épidermiques supérieures et inférieures très aplaties, onduleuses; les premières, hautes de 8 μ; les secondes de 4 μ; cellules marginales sous-épidermiques de forme palissadique . . . . . *E. ovata* Serv.
      - Système vasculaire de la nervure médiane en anneau fermé ou légèrement ouvert et recouvert à sa partie supérieure par un tissu collenchymateux; feuilles épaisses de 0,15—0,2 mm; cellules épidermiques supérieures hautes de 20 à 30 μ; cellules épidermiques inférieures hautes de 8 à 9 μ; cellules marginales sous-épidermiques arrondies
        - Système vasculaire généralement complètement fermé, mais pouvant être un peu ouvert; sclérenchyme péricyclique très variable quant au nombre et aux dimensions de ses éléments, parfois absent; pas de stomates à la face inférieure de la nervure médiane; cellules épidermiques supérieures de grandes dimensions, de forme variable, d'une long. moyenne de 40—70 μ; cuticule mince (1 μ); 250—300 stomates par mm²; mésophylle à structure bifaciale avec 1—2 assises de cellules palissadiques . . . . . *E. multiflora* Thbg.
        - Système vasculaire toujours bien fermé; péricycle de la nervure médiane très épais et présentant de nombreux îlots fibreux, surtout à la face inférieure de la nervure; cellules épidermiques supérieures de faibles dimensions, rectilignes; d'un diamètre moyen de 28 μ, cuticule épaisse (3—4 μ); 600 à 700 stomates par mm²; mésophylle bifacial à 3 assises de cellules palissadiques . . . . . *E. Oldhami* Schlecht.

II. Système vasculaire du pétiole ouvert ou peu fermé

- A . . . . . . Trachéo-fibres striées intérieurement.
- B . . . . . . Trachéo-fibres lisses intérieurement.

A

- Bois du pétiole discontinu, présentant des plages alternantes de tissu ligneux et de parenchyme mou indifférencié . . . . . *E. Henryi* Warb.
- Bois du pétiole homogène, non coupé par des bandes de parenchyme mou
  - Surface du limbe entièrement recouverte d'un hypoderme
    - Cellules touchant à l'épiderme inférieur allongées en palissades; épaisseur de la feuille atteignant 1 mm . . . . . *E. macrophylla* Thbg.
    - Cellules touchant à l'épiderme inférieur, non palissadiques; épaisseur du mésophylle 0,4—0,8 mm
      - Cellules épidermiques supérieures sinueuses; hypoderme sans dépôts cristallins (Groupe très homogène)
        - Faisceau vasculaire des nervures primaires recouvert de collenchyme au-dessus; épiderme supérieur haut de 20 à 30 μ, cuticule comprise; épiderme inférieur haut de 10—12 μ. . . . . *E. pungens* Thbg.
        - Faisceau vasculaire des nervures primaires non recouvert au-dessus par du collenchyme; épiderme supérieur du limbe n'atteignant pas 20 μ de hauteur; épiderme inférieur haut de 4 à 8 μ
          - Cellules scléreuses dans la moelle de la nervure médiane; nombreuses aiguilles d'oxalate de calcium, surtout dans le tissu palissadique
            - Cuticule aussi haute ou plus haute que le lumen des cellules épidermiques supérieures et ne pénétrant pas entre elles; quelques poils écailleux avec aigrette de cellules libres dans leur région centrale; 350 à 450 stomates par mm²; longueur des stomates: 28—30 μ. . . . . *E. lanceolata* Warb.
            - Cuticule 2 fois moins haute que le lumen dans les cellules épidermiques supérieures et pénétrant profondément en coin entre elles; pas d'écailles avec aigrettes; 700—750 stomates par mm²; longueur du stomate: 22 μ. . . . . *E. Maximowiczii* Serv.
          - Cellules médullaires à parois minces; pas de dépôts cristallins dans le mésophylle ou un peu de sable seulement . . . . . *E. Bockii* Diels
      - Cellules épidermiques supérieures recticurvilignes; hypoderme bourré d'aiguilles d'oxalate de calcium
        - Parenchyme supra-vasculaire de la nervure médiane à 6 assises de cellules; nombreux cristaux dans l'épiderme (tablettes); cellules épidermiques supérieures d'une longueur moyenne de 35 μ, hautes de 21 μ; hypoderme haut de 16 μ; 3 assises de cellules palissadiques occupant les $^{3}/_{5}$ de l'épaisseur totale du mésophylle . . . . . *E. Davidi* Franchet
        - Parenchyme supra-vasculaire de la nervure médiane à 2 assises de cellules; pas de cristaux dans l'épiderme; cellules épidermiques supérieures d'une longueur moyenne de 45 μ, hautes de 10 μ, ainsi que celles de l'hypoderme; 3 assises de cellules palissadiques occupant la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle . . . . . *E. viridis* Serv.
  - Face supérieure du limbe partiellement ou non recouverte d'un hypoderme
    - Un hypoderme partiel recouvrant la nervure médiane et la partie avoisinante du limbe, ainsi que la marge de la feuille; poils d'un brun rougeâtre. . . . . *E. glabra* Thbg.
    - Aucun hypoderme. Face inférieure du limbe recouverte de poils argentés ou légèrement jaunâtres
      - Face inférieure du limbe très tomenteuse ainsi que toutes les parties aériennes de la plante, recouverte de poils fasciculés supportés par de longs et très étroits pédoncules (poils en forme de palmiers) . . . . . *E. Grijsii* Hance
      - Face inférieure du limbe non tomenteuse
        - Cellules épidermiques supérieures sinueuses; cuticule de la face supérieure du limbe épaisse de 3 μ; 350—400 stomates par mm²; mésophylle bifacial à 2 assises de cellules palissadiques occupant $^{1}/_{3}$ de l'épaisseur du mésophylle . . . . . *E. difficilis* Serv.
        - Cellules épidermiques supérieures recticurvilignes; cuticule mince, épaisse de 1—1,5 μ à la face supérieure du limbe; 600—700 stomates par mm²; mésophylle bifacial à 3 rangées de cellules palissadiques occupant la moitié de l'épaisseur du mésophylle . . . . . *E. Thunbergii* Serv.

B

- Un hypoderme s'étendant seulement au-dessus de la nervure médiane et de la partie du limbe immédiatement voisine . . . . *E. Griffithii* Serv.
  (pas de dépôts cristallins dans l'épiderme; parenchyme supra-vasculaire de la nervure médiane épais de 6 assises de cellules collenchymateuses; cellules épidermiques supérieures du limbe onduleuses; mésophylle bifacial à 2—3 assises de cellules palissadiques)
- Hypoderme absent
  - Nombreux poils fasciculés sur la nervure médiane; le pétiole et le dessous des feuilles tomenteux . . . . *E. yunannensis* Serv.
    (faisceau vasculaire de la nervure médiane surmonté par un fort collenchyme, très dense, épais de 5 à 6 assises de cellules; stomates très exserts; poils fasciculés portés par des pédoncules hauts de 1 à 3 assises de cellules; cellules épidermiques recticurvilignes à la face supérieure, onduleuses à la face inférieure; 2 assises de cellules palissadiques)
  - Absence de poils fasciculés à la face inférieure des feuilles; celle-ci non tomenteuse
    - Système vasculaire du pétiole formant un anneau arrondi, légèrement ouvert: ouverture déterminée par un gros rayon médullaire situé dans le plan de symétrie et large de 2—4 cellules; parenchyme cortical contenant de l'oxalate de calcium sableux mais jamais d'octaèdres ni de gros prismes quadratiques
      - Le système vasculaire légèrement ouvert dans le pétiole se ferme dans la nervure médiane
        - Cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans le parenchyme cortical pétiolaire; cellules épidermiques supérieures du limbe onduleuses ou subonduleuses; à cuticule mince, mais à parois cellulosiques fortement épaissies du côté interne et du côté externe: épaisseur de 3 μ; stomates peu exserts, à cellules stomatiques aussi hautes que les cellules voisines; mésophylle bifacial à 2 assises de larges cellules palissadiques occupant un peu plus de la moitié de l'épaisseur du mésophylle; marge à cellules arrondies, collenchymateuses; fibres péricycliques vides, non remplies de matières brunes; quelques rares écailles ferrugineuses à la face inférieure des feuilles . . . *E. arborea* Roxb.
        - Pas de cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans le parenchyme cortical pétiolaire; cellules épidermiques supérieures recticurvilignes, à cuticule et à parois cellulosiques minces; stomates exserts, à cellules stomatiques moins hautes que les cellules voisines; mésophylle bifacial à 2 assises de cellules palissadiques, étroites et occupant les $2/3$ de l'épaisseur totale du mésophylle; marge à cellules arrondies non collenchymateuses; fibres péricycliques des nervures contenant souvent des matières brunâtres, tanniques; face inférieure du limbe recouverte de poils ferrugineux . . . . *E. Gaudichaudiana* Schlecht.
      - Le système vasculaire légèrement ouvert dans le pétiole reste ouvert dans le nervure médiane
        - Moelle pétiolaire à cellules scléreuses et à fibres périmédullaires
          - Parenchyme cortical pétiolaire à parois minces, sans dépôts cristallins ou contenant un peu de sable seulement; bois des nervures primaires en arc ouvert; cellules épidermiques supérieures du limbe, longues de 35 μ, à cuticule mince (2 μ) ne pénétrant pas entre les cellules; stomates longs de 29 μ, au nombre de 500 à 600 par mm; mésophylle bifacial à 2 assises de cellules palissadiques occupant le $1/3$ de l'épaisseur du mésophylle; pas de substances tanniques d'un noir verdâtre dans les cellules palissadiques et déterminant des macules noirâtres à la face supérieure des feuilles. *E. Loureiri* Champ.
          - Parenchyme cortical pétiolaire très collenchymateux, contenant de nombreux cristaux d'oxalate de calcium octaédriques, prismatiques (prismes bipyramidés ou non); bois des nervures primaires en anneau fermé; cellules épidermiques supérieures du limbe, longues de 22 μ, à cuticule épaisse (3 μ), pénétrant profondément en coin entre les cellules épidermiques supérieures; celles-ci parfois divisées en 2 par une cloison tangentielle; stomates longs de 22 μ et au nombre de 700—800 par mm²; mésophylle bifacial à 1 assise de cellules palissadiques très allongées, comprenant $1/4$ de l'épaisseur totale du mésophylle; tannin des feuilles sèches d'un noir-verdâtre, abondant dans la première assise de cellules palissadiques et déterminant de larges macules noirâtres . . . . *E. rotundifolia* Schlecht.
        - Moelle pétiolaire formée de cellules à parois minces . . . . *E. ferruginea* Rich.
          (parenchyme cortical pétiolaire faiblement collenchymateux, contenant un peu de sable et quelques aiguilles d'oxalate de calcium; cellules épidermiques supérieures du limbe à contour subonduleux: long. 30—40 μ; haut. 15—20 μ; cellules stomatiques longues de 28—30 μ; 400 stomates par mm²; mésophylle bifacial à 1—2 assises de cellules palissadiques occupant les $2/5$ ou le $1/3$ de l'épaisseur du mésophylle; marge très collenchymateuse)
    - Système vasculaire du pétiole en anneau bien fermé et demeurant fermé dans la nervure médiane
      - Moelle pétiolaire à cellules scléreuses dispersées
        - Parenchyme cortical pétiolaire homogène à parois très collenchymateuses; mésophylle bifacial à 1 assise de cellules palissadiques
          - Parenchyme cortical pétiolaire à octaèdres, aiguilles et sable d'oxalate de calcium; parenchyme supra-vasculaire de la nervure médiane épais de 5—6 assises de cellules collenchymateuses; cuticule épaisse de 3 à 6 μ; mésophylle bifacial à 1 assise de cellules palissadiques occupant le $1/3$ de l'épaisseur totale du mésophylle; de grosses et longues aiguilles prismatiques bipyramidées dispersées dans la mésophylle; marge des feuilles collenchymateuse . . . . . . *E. Gussoni* Gasp.
          - Parenchyme cortical pétiolaire contenant de l'oxalate de calcium sableux ou en aiguilles, mais pas d'octaèdres; parenchyme supra-vasculaire de la nervure médiane épais de 2 assises de grosses cellules arrondies peu collenchymateuses; cuticule épaisse de 1 μ à 1,5 μ; 1 assise de cellules palissadiques comprenant à peine $1/5$ ou $1/4$ de l'épaisseur du mésophylle; un peu de sable d'oxalate de calcium dans les cellules du mésophylle; marge à cellules arrondies, non collenchymateuses . . . . *E. Zollingeri* Schlecht.
        - Parenchyme cortical pétiolaire homogène à parois minces, contenant des prismes quadratiques et des aiguilles d'oxalate de calcium; mésophylle à structure submonofaciale doublement palissadique; 2 assises de palissades à la face supérieure, occupant la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle et 1 assise de cellules palissadiques contre l'épiderme inférieur . . . . *E. indica* Serv.
      - Moelle pétiolaire dépourvue de cellules scléreuses
        - Trachéo-fibres contenant des cristaux d'oxalate de calcium; nervures primaires rectilignes
          - Parenchyme cortical pétiolaire homogène, très collenchymateux, contenant des aiguilles d'oxalate de calcium; face supérieure du limbe non couverte de macules; cellules épidermiques supérieures très sinueuses (cuticule épaisse de 2 μ), longues de 30 μ en moyenne, hautes de 13 μ, à peine deux fois plus hautes que les cellules de l'épiderme inférieur; stomates longs de 28 μ, au nombre de 400 par mm²; mésophylle bifacial à 2 assises de cellules palissadiques occupant $1/3$ du mésophylle; poils rongeâtres occupant la face inférieure du limbe . . . . *E. tonkinensis* Serv.
          - Parenchyme cortical pétiolaire hétérogène, collenchymateux à la périphérie seulement, contenant des octaèdres, des tablettes, des aiguilles, du sable d'oxalate de calcium; face supérieure du limbe couverte de larges macules; cellules épidermiques supérieures du limbe onduleuses ou recticurvilignes; d'une longueur de 15 à 25 μ, hautes de 22 à 25 μ, 3 fois plus hautes que les cellules épidermiques inférieures; stomates d'un diamètre de 22 μ, au nombre de 500 à 600 par mm²; mésophylle bifacial à 1—2 assises de cellules palissadiques, occupant environ $1/3$ de l'épaisseur totale du mésophylle; face inférieure des feuilles recouverte de poils ferrugineux et argentés . . . . *E. Cumingii* Schlecht.
        - Trachéo-fibres ne contenant pas de dépôts cristallins; nervures primaires curvilignes dans certaines espèces
          - Nervures primaires (région de l'arcade marginale) dont le bois forme un anneau complet bien fermé, et très saillantes à la face inférieure du limbe; cristaux d'oxalate dans l'épiderme supérieur du limbe; parfois des cristaux octaédriques dans le mésophylle
            - „Caractéristique" du pétiole aussi haute que large, sensiblement plate au dessus
              - Moelle pétiolaire collenchymateuse avec des fibres dans la zone périmédullaire; parenchyme cortical pétiolaire riche en dépôts cristallins: octaèdres, prismes; cellules de l'épiderme supérieur du limbe sinueuses ou recticurvilignes, hautes de 12 à 20 μ, longues de 25 à 40 μ; cuticule de 3—6 μ d'épaisseur, doublée intérieurement par une couche cellulosique épaisse; cellules de l'épiderme inférieur recticurvilignes, hautes de 8 μ, aussi grandes que les cellules de l'épiderme supérieur; stomates longs de 22 à 29 μ, au nombre de 500 à 700 par mm²; mésophylle bifacial; 2—3 assises de cellules palissadiques occupant $1/3$ à $1/2$ de l'épaisseur totale du mésophylle; nervures primaires curvilignes . . . . *E. kologa* Schlecht.
              - Moelle pétiolaire non collenchymateuse et sans fibres périmédullaires; parenchyme cortical pétiolaire contenant seulement un peu d'oxalate de calcium sableux; cellules de l'épiderme supérieur du limbe onduleuses, à cuticule mince: 1—1,5 μ, hautes de 15 μ; cellules de l'épiderme inférieur recticurvilignes, hautes de 10 μ; stomates longs de 22 μ au nombre de 600 à 700 par mm²; mésophylle bifacial à 2 assises de larges cellules palissadiques de forme elliptique, occupant environ la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle et sans cristaux d'oxalate de Ca; nervures primaires rectilignes *E. caudata* Schlecht.
            - „Caractéristique" du pétiole beaucoup plus haute que large, de forme elliptique, bordée vers le haut de 2 ailes étroites laissant entre elles un canal étroit et profond . . . . *E. conferta* Roxb.
              (cellules de l'épiderme supérieur du limbe recticurvilignes ou onduleuses, hautes de 15 μ, à cuticule mince; cellules de l'épiderme inférieur recticurvilignes, environ 2 fois moins hautes que l'épiderme supérieur; stomates longs de 20 à 25 μ, au nombre de 500 à 700 par mm²; mésophylle bifacial; tissu palissadique à 1—2 assises de cellules occupant $1/3$ à $1/4$ de l'épaisseur totale du mésophylle)
          - Nervures primaires (région de l'arcade marginale) dont le bois en forme de lame triangulaire n'emprisonne pas une moelle centrale; nervures primaires rectilignes faiblement saillantes à la face inférieure des feuilles; jamais de cristaux octaédriques d'oxalate de calcium dans le mésophylle
            - Substances tanniques colorées dans les cellules palissadiques supérieures, déterminant la présence de macules jaunâtres ou jaune rougeâtre à la face supérieure des feuilles; mésophylle bifacial à 1—2 assises palissadiques à la face supérieure du limbe; cellules de l'épiderme supérieur onduleuses; cellules stomatiques moins hautes que les cellules voisines
              - Oxalate de calcium sableux ou en aiguilles dans l'épiderme supérieur; cuticule épaisse de 1 à 3 μ . . . . *E. triflora* Roxb.
              - Pas de cristaux d'oxalate de calcium dans l'épiderme supérieur; cuticule épaisse de 0,5—1 μ
                - Grandes macules très nettes, anguleuses, formant des signes d'aspect hiéroglyphique; cellules de l'épiderme supérieur du limbe à parois cellulosiques minces; stomates longs de 25 μ, au nombre de 500—600 par mm; face inférieure du limbe recouverte de poils incolores argentés; mésophylle bifacial à 2 assises de cellules palissadiques étroites, allongées, occupant $1/3$ à $1/2$ de l'épaisseur totale du mésophylle . . . *E. latifolia* L.
                - Macules très petites, à peine visibles, punctiformes; cellules de l'épiderme supérieur du limbe à parois subcollenchymateuses et épaissies; stomates longs de 22 μ, au nombre de 500 à 600 par mm²; mésophylle bifacial à 1 assise de cellules palissadiques, courtes et larges, occupant environ $1/5$ de l'épaisseur totale du mésophylle . . . . *E. rostrata* Serv.
            - Pas de substances tanniques colorées déterminant la présence de macules à la face supérieure des feuilles; mésophylle à structure submonofaciale doublement palissadique; l'assise palissadique touchant à l'épiderme inférieur est formée de grosses cellules ellipsoïdes, environ 1 fois et demie plus hautes que larges; cellules stomatiques aussi hautes que les cellules voisines; cellules de l'épiderme supérieur rectilignes . . . . *E. Schlechtendalii* Serv.

Application de l'anatomie à la division de quelques espèces.

E. hortensis M. B.

- Cellules ·ouchant à épiderme in- ieur du limbe llongées en palissades
  - Cellules de l'épiderme supérieur et de la marge à parois minces non collenchymateuses, ssp. *angustifolia*
    - Cellules de l'épiderme inférieur recticurvilignes; pas de poils écailleux discoïdes présentant une aigrette de cellules libres à leur centre . . . . *α typica* Serv.
    - Cellules de l'épiderme inférieur onduleuses; poils discoïdes avec une aigrette de cellules libres à leur centre, à la face inférieure du limbe . . . . *β orientalis (L)* Serv.
  - Cellules de l'épiderme supérieur et de la marge à parois épaisses, collenchymateuses . . . . ssp. *littoralis* Serv.
- Cellules touchant à épiderme inférieur du limbe non allongées en palissades
  - Cellules de l'épiderme supérieur et de la marge à parois minces
    - Epiderme de la face supérieure du limbe aussi haut et souvent plus haut que l'assise palissadique sous-jacente . . . . ssp. *songorica* Schlecht. (adaptation à un milieu sec et ensoleillé par surélévation des cellules épidermiques, réservoirs d'eau et protectrices contre une trop vive insolation)
    - Epiderme de la face supérieure du limbe moins haut que la 1ère assise palissadique . . . . ssp. *continentalis* Serv.
  - Cellules de l'épiderme supérieur et de la marge à parois épaisses . ssp. *Moorcroftii* Schlecht.

E. multiflora Thbg.

- llules épidermiques des 2 faces du limbe onduleuses ou subonduleuses; cellules palissadiques 2 fois plus hautes que larges; longueur moyenne des cellules épidermiques supérieures: 65—70 μ . . . .
  - *α hortensis* Max.
  - *δ crispa* Max.
- llules épidermiques des deux faces du limbe recticurvilignes; cellules palissadiques de 4 à 6 fois plus hautes que larges; longueur moyenne des cellules épidermiques supérieures: 40—45 μ
  - 2 assises de cellules palissadiques
    - Cellules palissadiques inférieures à peu près de même largeur que les cellules palissadiques supérieures; poils étoilés avec des aigrettes de cellules libres, à la face inférieure du limbe; un peu d'oxalate de calcium dans le mésophylle . . . . *β ovata* Max.
    - Cellules palissadiques inférieures de 3 à 4 fois plus larges que les cellules palissadiques supérieures; pas de poils étoilés avec des aigrettes de cellules libres; quelques octaèdres très petits dans les cellules palissadiques . . . . *ε rotundifolia* Gagn.
  - 1 assise de cellules palissadiques; pas de poils étoilés avec aigrettes de cellules libres, à la face inférieure du limbe . . . . *γ multiflora* Max.

E. umbellata Thbg.

- ellules de l'épiderme supérieur du limbe hautes de 38 μ; cellules palissadiques contenant de gros octaèdres d'oxalate de calcium vers la fin de l'automne . . . . . . ssp. *magna* Serv.
- ellules de l'épiderme supérieur du limbe hautes de 12—20 μ; cellules palissadiques sans dépôts cristallins ou ne présentant qu'un peu de sable d'oxalate de calcium vers la fin de l'automne . . . . { ssp. *parvifolia* (Royle) Serv. / ssp. *eu-umbellata* (Thbg.) Serv. }

E. argentea Pursh

- ellules de l'épiderme des deux faces du limbe recticurvilignes; cellules palissadiques deux fois plus longues que larges
  - Environ 40 stomates par mm^2 à la face supérieure de la feuille; baguettes prismatiques d'oxalate de calcium effilées aux deux extrémités dans le mésophylle . . ssp. *sinuosa* Serv.
  - Environ 100 stomates par mm^2 à la face supérieure de la feuille; parfois des tablettes hexagonales d'oxalate de calcium dans le mésophylle . . . . ssp. *rotundifolia* Serv.
- ellules de l'épiderme des 2 faces du limbe onduleuses; cellules palissadiques 5 fois plus longues que larges . . . . { ssp. *eu-argentea* Serv. / ssp. *pauciflora* Serv. }

E. pungens Thbg.

- Pas d'écailles ou très peu avec des aigrettes de cellules libres à la face inférieure des feuilles; épiderme supérieur haut de 28 à 32 μ, cuticule comprise; collenchyme important au-dessous de l'hypoderme marginal
  - Cuticule épaisse de 10—11 μ; cellules épidermiques supérieures de 43 à 45 μ de longueur; tissu palissadique composé de 3 rangées de cellules, environ 3 fois plus hautes que larges; le dessous des feuilles argenté avec quelques poils ferrugineux très rares — ssp. *eu-pungens* Serv.
  - Cuticule épaisse de 6 μ; tissu palissadique composé de 3 rangées de cellules très allongées, environ 4 fois plus hautes que larges; cellules épidermiques de la face supérieure du limbe d'une longueur moyenne de 38 μ; face inférieure des feuilles recouverte de nombreux poils ferrugineux . . . . . . — ssp. *reflexa* (Decne) Serv / ssp. *subpungens* Serv.
- Nombreuses écailles avec des aigrettes de cellules libres à la face inférieure des feuilles; épiderme supérieur haut de 21 à 23 μ; pas de cellules collenchymateuses ou peu au-dessous de l'hypoderme marginal
  - 3 assises de larges cellules palissadiques, à peine plus hautes que larges, la première assise demeurant toujours plus haute ou au moins aussi haute que la 2[me] . . . . — ssp. *alba* Serv.
  - 3 assises de cellules palissadiques allongées, environ 3 fois plus longues que larges; la 1[ère] assise devenant beaucoup plus courte que la seconde vers la marge — ssp. *Simoni* (Car.) Serv.

E. glabra Thbg.

- Cellules touchant à l'épiderme inférieur allongées et palissadiques; cristaux octaédriques et prismes bipyramidés dans le tissu palissadique supérieur . . . . — ssp. *crassifolia* Serv.
- Cellules touchant à l'épiderme inférieur non palissadiques (grosses cellules à peu près isodiamétriques, non aplaties tangentiellement); pas de dépôts cristallins ou un peu de sable d'oxalate de calcium dans le mésophylle
  - Cellules épidermiques des 2 faces du limbe subonduleuses; 2 assises de cellules palissadiques . . . . — ssp. *oxyphylla* Serv.
  - Cellules épidermiques des 2 faces du limbe recti-curvilignes; 3 assises de cellules palissadiques
    - Cuticule d'une épaisseur de 1,5—2 μ, pénétrant latéralement entre les cellules — ssp. *eu-glabra* Serv.
    - Cuticule d'une épaisseur de 4 μ ne pénétrant pas latéralement entre les cellules — ssp. *tenuiflora* (Benth.) S

E. triflora Roxb.

- Cuticule mince (1,5—2 μ); longueur des cellules épidermiques de la face supérieure du limbe: 20—23 μ . . . . — ssp. *polymorpha* Serv. / ssp. *obsoleta* Serv.
- Cuticule épaisse (3—4 μ) à la face supérieure du limbe; longueur des cellules épidermiques: 30—32 μ
  - Macules d'un noir verdâtre à la face supérieure des feuilles et constituées par des substances tanniques de même couleur renfermées dans les cellules palissadiques . . — ssp. *rigida* (Bl.) Serv.
  - Macules de couleur rouge-brique ou rouge-jaunâtre à la face supérieure des feuilles
    - Nombreux poils brunâtres à la face nférieure des feuilles . . . . — ssp. *eu-triflora* Serv.
    - Face inférieure des feuilles recouverte de poils argentés . . . . — ssp. *tetragonia* Serv.

E. conferta Roxb.

- Cellules touchant à l'épiderme de face inférieure du limbe lipsoïdes, plus hautes que larges, non nettement palissadiques — ssp. *javanica* (Blume) Serv.
  - Nombreux octaèdres d'oxalate de calcium dans le mésophylle . . . . *α typica* Serv.
  - Pas d'octaèdres d'oxalate de calcium dans le mésophylle (tablettes rhomboédriques, grosses baguettes doublement aiguës . . . . *β pallescens* Serv.
- Cellules sous-épidermiques inférieures isodiamétriques
  - Cellules épidermiques supérieures recticurvilignes
    - Stomates longs de 20—22 μ; marge non ou très peu collenchymateuse; cellules de l'épiderme inférieur à parois minces; généralement 1 assise de cellules palissadiques . . . . ssp. *eu-conferta* (Roxb.) Serv.
    - Stomates longs de 26 à 28 μ; marge très collenchymateuse; cellules de l'épiderme inférieur à parois très épaisses; 2 assises de cellules palissadiques ssp. *firma* Serv.
  - Cellules épidermiques supérieures onduleuses
    - Cellules palissadiques renfermant un tannin noirâtre (in sicco) . . . . ssp. *Balansae* Serv.
    - Cellules palissadiques ne renfermant pas un tannin noirâtre (in sicco)
      - 1 assise de cellules palissadiques; longueur des stomates: 29 μ . . . . ssp. *dendroidea* (Schlecht) Serv.
      - 2 assises de cellules palissadiques; longueur des stomates: 23 μ . . . . ssp. *mollis* Serv.

E. kologa Schlecht.

- Cuticule épaisse de 3—6 μ; feuille épaisse de 0,4—0,6 mm
  - Cellules de l'épiderme supérieur sinueuses; marge non collenchymateuse ou très peu; 1 assise de cellules palissadiques
    - Pas de cristaux octaédriques d'oxalate de calcium dans le mésophylle; quelques aiguilles seulement . . . ssp. *eu-kologa* (Schlecht.) Serv.
    - Cristaux octaédriques d'oxalate de calcium dans le mésophylle . . . ssp. *Wightii* Serv.
  - Cellules de l'épiderme supérieur du limbe recticurvilignes; marge très collenchymateuse; mésophylle à 2 assises de cellules palissadiques. . . . . ssp. *Grisebachii* Serv.
- Cuticule épaisse de 2—3 μ; feuille épaisse de 0,3—0,4 mm
  - Cellules de l'épiderme supérieur recticurvilignes; cellules sous-épidermiques inférieures plus hautes que larges, subpalissadiques; 2 assises de cellules palissadiques à la face supérieure; marge non collenchymateuse . . . . ssp. *macrophylla* Wall.
  - Cellules de l'épiderme supérieur du limbe onduleuses; cellules sous-épidermiques inférieures aplaties tangentiellement; une assise de cellules palissadiques très courtes; marge collenchymateuse . . ssp. *ceylanica* Serv.

Chapitre V.

Anatomie et développement de la fleur, du fruit et de la graine.

Nous étudierons successivement le pistil et le fruit proprement dit, les étamines, les nectaires, le périanthe et le faux-fruit, l'ovule et la graine.

I. Pistil.

A. Genre Hippophae.

On sait que les plantes du genre *Hippophae* sont généralement dioïques, parfois polygames, que la fleur femelle est unicarpellée, le plus souvent uniovulée, mais qu'elle est en certains cas biovulée (environ 2 fois sur 10); que l'ovaire libre et le style sont enserrés dans une coupe formée par le périanthe; enfin que le stigmate a la forme d'une languette aplatie couverte de papilles sur la face qui correspond à la ligne de suture du carpelle.

Nous décrirons successivement dans le carpelle, les épidermes, le mésophylle, les nervures, le tissu conducteur, puis, réservant l'étude de l'ovule, nous passerons à l'organisation du fruit proprement dit.

Epiderme. Vues de face, les cellules de l'épiderme externe sont à contour polygonal et sensiblement isodiamétriques dans la région de l'ovaire, tandis qu'elles sont rectangulaires et considérablement allongées le long du style et au dos du stigmate. Il existe quelques stomates sur l'ovaire, mais ils manquent totalement sur le style; la base du style est entièrement recouverte par quelques gros poils très étoilés. En section transversale, les cellules épidermiques sont tabulaires et à parois minces.

Le style n'étant canaliculé intérieurement que sur une faible longueur vers sa base, l'ovaire est donc parfaitement clos; son épiderme interne, glabre et non stomatique, est formé de cellules quadrangulaires, allongées, un peu moins grandes que celles de l'épiderme externe. Dans la région ovarienne, le mésophylle est épais de 4—5 cellules polygonales (coupe transversale), sensiblement isodiamétriques, pressées les unes contre les autres, et d'autant plus petites qu'elles sont plus rapprochées de l'épiderme interne. Elles contiennent un peu de chlorophylle, et certaines d'entre elles sont chargées de tannin. Dans la région stylaire, le mésophylle est formé de cellules cylindriques étroites et très allongées parallèlement à la direction du style.

Nervures. La paroi de l'ovaire est parcourue par 3 nervures non ramifiées; l'une, correspondant à la nervure médiane de la feuille carpellaire, comprend un faisceau ligneux bordé du côté externe et latéralement par un faisceau libérien et se continue jusque vers l'extrémité du stigmate; les deux autres (ner-

vures marginales), situées de part et d'autre de la ligne de suture cessent d'être distinctes à la base du style et opèrent leur jonction avec la nervure médiane dans l'épaisseur des tissus du réceptacle. Les vaisseaux ligneux des nervures marginales ne se différencient que très tardivement pendant la maturation du fruit et sont complètement entourés par le liber. Dans toutes ces nervures, la région du liber présente des cellules tannifères remarquablement allongées et articulées en files simples ou doubles.

Tissu conducteur. Dans son ensemble, le tissu conducteur (fig. 99) comprend la région papilleuse du stigmate, les tissus du style et de l'ovaire propres à nourrir le boyau pollinique, enfin le placenta.

Les papilles du stigmate (*6*) sont très nombreuses et très allongées, pressées les unes contre les autres et disposées en éventail de part et d'autre du sillon marquant la ligne de suture. Elles sécrètent un liquide transparent, hyalin, mucilagineux, à réaction acide et très abondant. Comme tout le tissu conducteur, ces papilles contiennent un protoplasme granuleux très dense, des matières huileuses, un peu de tannin et du glucose; leur membrane elle-même est imprégnée d'une huile grasse noircissant par

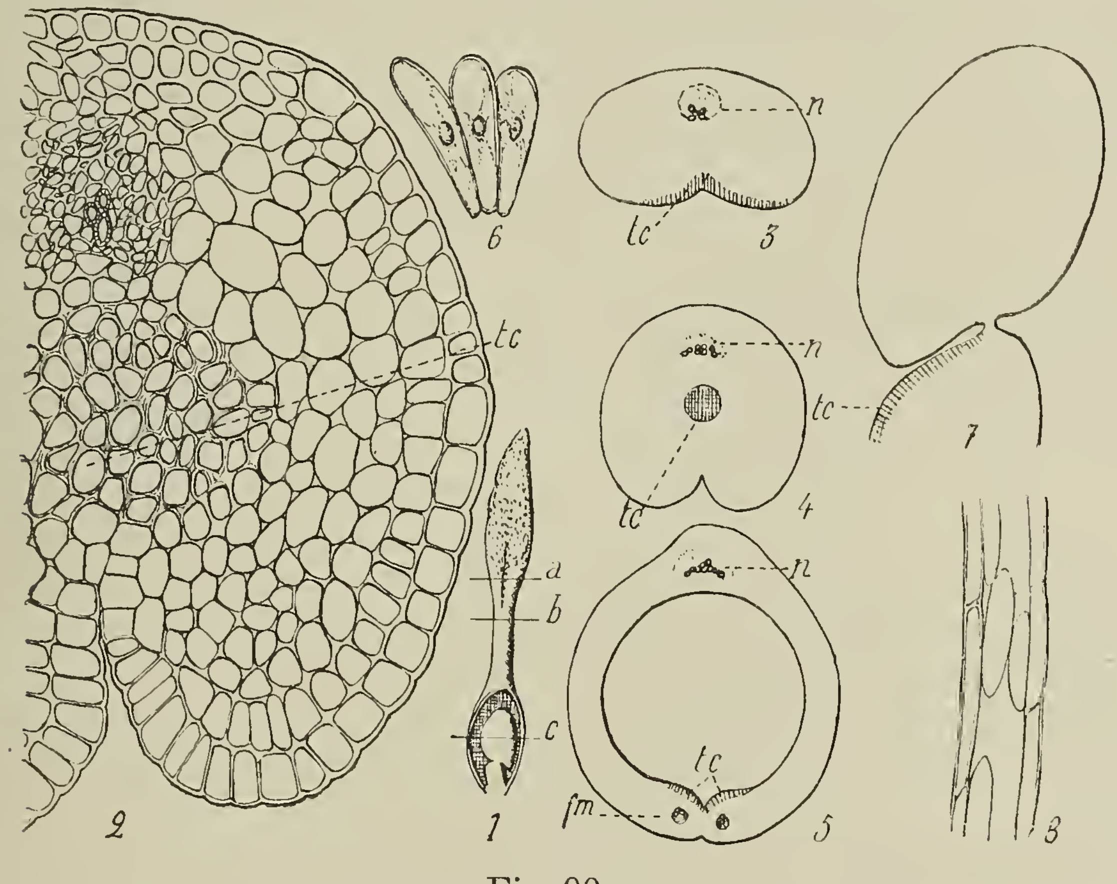


Fig. 99.

Fleur femelle de l'*Hippophae rhamnoides* — 1, carpelle; 3, coupe transversale du style au niveau a de 1; 4, au niveau b; 5, au niveau c; 2, développement de la fig. 4; 6, papilles stigmatiques; 7, ovule; 8, parois de l'ovaire — tc, tissu conducteur; n, nervure médiane du carpelle; fm; faisceau conducteur marginal.

l'acide osmique. Le canal stylaire qui fait suite à l'ovaire se trouve oblitéré vers le milieu de la longueur du style par les cellules de l'épiderme interne de la feuille carpellaire, et ces cellules, en gélifiant leurs membranes, forment avec les cellules voisines le tissu conducteur de la partie pleine du style (*2*). Ce tissu occupe d'abord une position centrale, puis se continue vers le haut avec la surface stigmatique qui n'en est que l'épanouissement. A la base du style,

dans la région canaliculée et dans l'ovaire, le tissu conducteur suit la gouttière correspondant à la ligne de suture (*5*) et forme une bande longitudinale étroite constituée par l'épiderme et quelques assises cellulaires sous-jacentes; ses éléments ont des parois moyennement épaissies et gélifiées et renferment en abondance des substances nutritives.

Le placenta s'élève sur le plateau réceptaculaire en une courte colonne charnue adhérente latéralement au funicule de l'ovule et reliée par une bande saillante à l'un ou à l'autre des bords épaissis de la feuille carpellaire. Les tissus placentaires touchent le micropyle et constituent ainsi une espèce d'obturateur qui n'est en somme qu'un amas de provisions nutritives destinées au tube pollinique. Les cellules sous-épidermiques du placenta présentent de nombreux cloisonnements parallèles à la surface externe. D'après Capus (15), ce mode de formation du tissu conducteur par prolifération des cellules sous-épidermiques est de beaucoup le plus répandu. Le tissu développé a alors la valeur d'un métablastème (Celakosky, Warming).

Evolution du carpelle. Le fruit proprement dit. La fécondation de la fleur n'est pas suivie, comme il arrive fréquemment, d'un épaississement des parois de l'ovaire; au contraire, ces parois s'amincissent de plus en plus pour suivre la dilatation de l'ovule. Sous l'action d'efforts internes, les cellules de l'épiderme sont considérablement étirées et celles du mésophylle s'écartent les unes des autres (fig. 99, *8*), de sorte qu'à la maturité de la graine, l'ovaire, ou plutôt le péricarpe, se trouve réduit à un sac membraneux très mince. Sur une section transversale de ce péricarpe, on distingue les deux épidermes très aplatis et séparés de loin en loin par une ou deux assises de cellules du mésophylle. Le fruit est donc un akène membraneux, surmonté du style desséché.

B. Genre Shepherdia.

Les fleurs femelles des *Shepherdia,* comme celles des *Hippophae,* sont unicarpellées, à ovaire libre uni ou bi-ovulé; mais leur périanthe est à 4 divisions.

Si l'on compare le pistil de la fleur des *Shepherdia* (fig. 100) à celui de la fleur des *Hippophae,* on voit qu'il s'en distingue morphologiquement par des caractères peu importants: 1⁰ par son stigmate subcylindrique faisant un angle droit avec le style; 2⁰ par un style plus long, parcouru par un sillon moins profond et dépourvu de poils, sauf chez *Sh. rotundifolia*; 3⁰ par un ovaire plus globuleux.

Au point de vue anatomique, les différences que nous avons à signaler sont également assez faibles: 1⁰ cellules épidermiques du style plus hautes, plus bombées vers l'extérieur (en section transversale); 2⁰ mésophylle plus épais contenant parfois quelques petits octaèdres d'oxalate de calcium; 3⁰ faisceau libéro-ligneux du style moins étendu suivant le rayon et davantage suivant la tangente; 4⁰ tubes criblés à parois épaisses, de plus grand diamètre et moins nombreux.

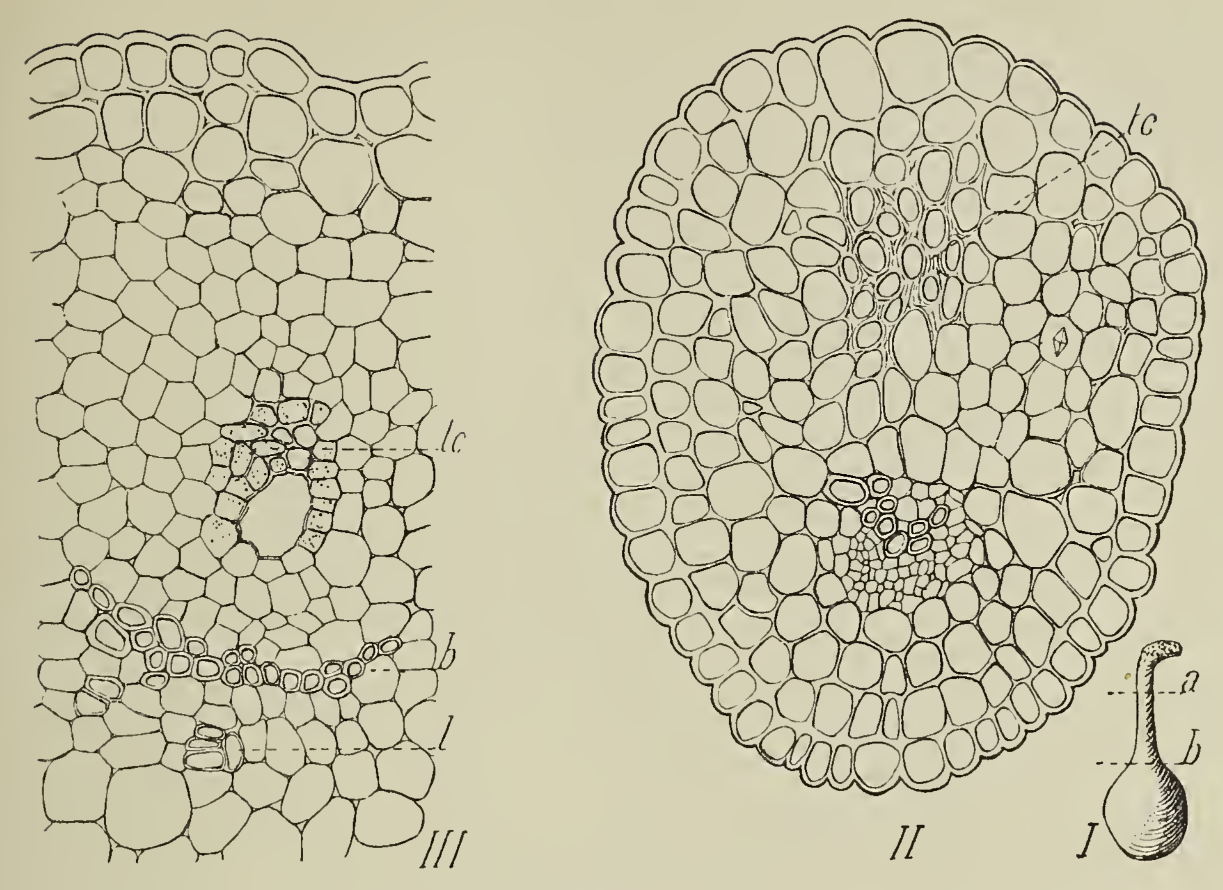


Fig. 100.
Fleur femelle de *Shepherdia canadensis* — I, carpelle (fig. schématique); II, section transversale du carpelle au niveau a de I; III, au niveau b; gr. 200.

D'une façon générale, la structure du pistil est donc sensiblement la même dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*.

C. Genre Elaeagnus.

On sait que les fleurs des *Elaeagnus* (tribu des *Elaeagnae*) sont hermaphrodites, à 4 étamines et à un seul carpelle. L'ovaire est libre, uniovulé, et enserré par la base du périanthe. Le style est filiforme, parfois épaissi à sa base, glabre ou pubescent, rectiligne ou sinueux; son stigmate est plus ou moins long, rectiligne ou enroulé, supérieur ou inférieur aux anthères.

Anatomiquement, le carpelle diffère de celui des *Shepherdia* et des *Hippophae* (tribu des *Hippophaeae*) par un certain nombre de caractères dont nous ne signalerons que les plus importants:

1⁰ Le style, très allongé, porte toujours quelques stomates.

2⁰ La cavité ovarienne se prolonge dans toute la longueur du style et s'ouvre par conséquent entre les papilles du stigmate: le tissu conducteur n'occupe donc jamais une position centrale dans un style plein comme chez les *Hippophaeae*. Etudions ce tissu conducteur. Le stigmate (fig. 101) présente des papilles plus ou moins grosses, plus ou moins longues, suivant les espèces; ainsi, celles de l'*E. pungens* et de l'*E. umbellata* sont de 3 à 4 fois plus petites que celles de l'*E. hortensis*; quelques-unes de ces papilles s'insinuent dans la partie supérieure du canal stylaire et l'oblitèrent en partie. Dans le style, le tissu conducteur est formé par l'épiderme intérieur et par l'assise sous-épidermique, sauf en face de la nervure médiane où il est interrompu, et l'on voit qu'il se localise de plus en plus vers la ligne de suture à mesure qu'il se rapproche de l'ovaire. Dans l'ovaire, il est épais de 3 ran-

gées de cellules, large d'une dizaine et suit les marges coalescentes de la feuille carpellaire. Les cellules composant le tissu conducteur de l'ovaire et du style ont des parois très épaisses et fortement gélifiées (fig. 102, II et III).

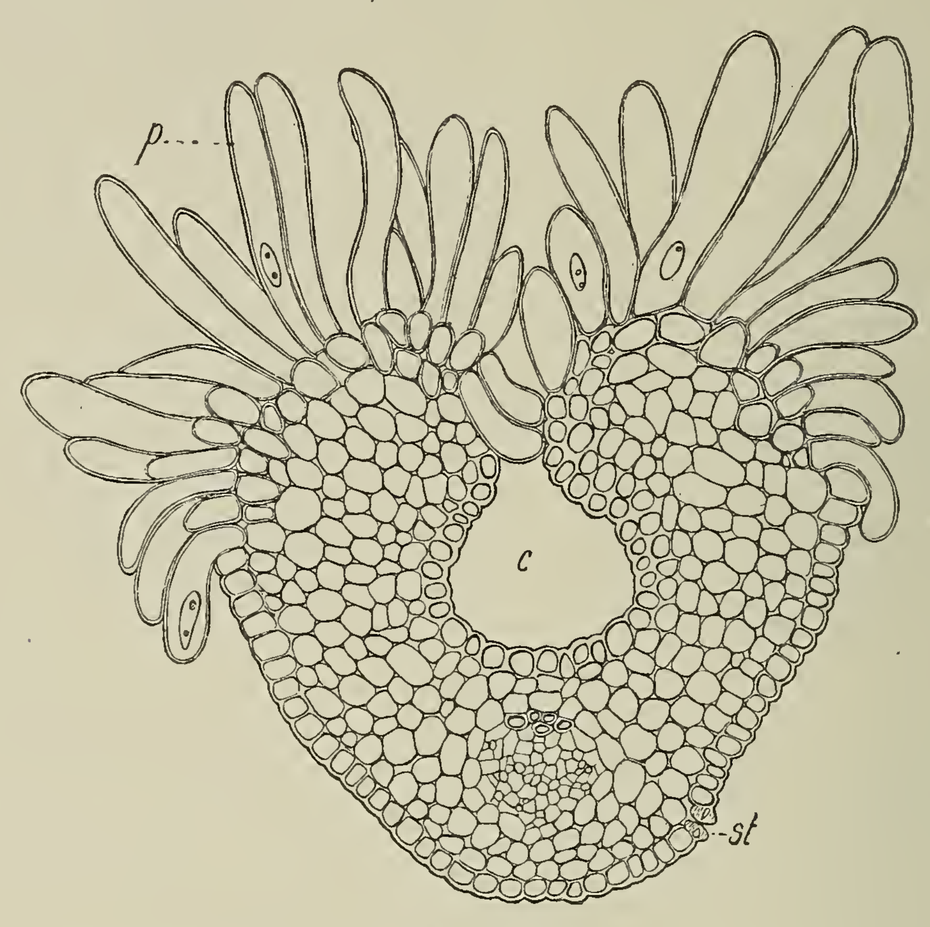


Fig. 101.
Fleur femelle des *Elaeagnus* — Section transversale du stigmate du carpelle de l'*E. pungens*; gr. 80.

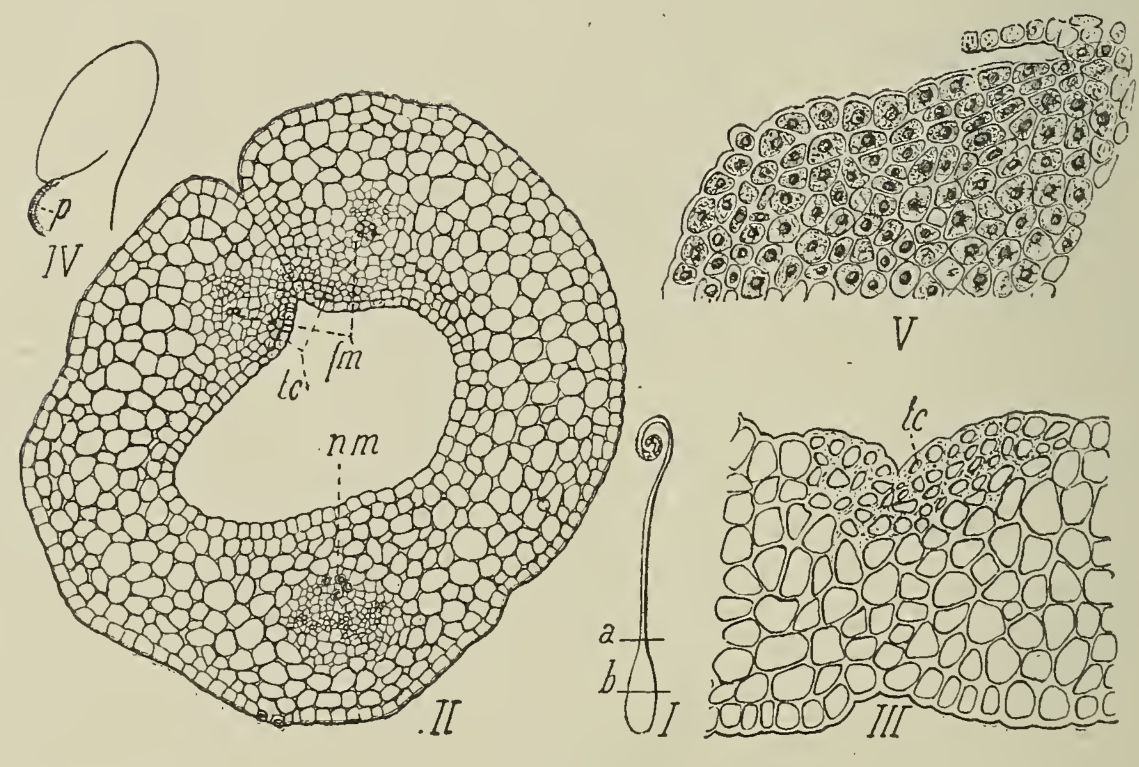


Fig. 102.
Fleur femelle de l'*Elaeagnus pungens* — I, carpelle; II, section transversale de I au niveau a; gr. 80; III, grossissement de la région tc de la fig. II; IV, ovule; V, section longitudinale de la région p de IV; gr. 180; fm, faisceaux marginaux; nm, nervure médiane; tc, tissu conducteur; p placenta.

Le placenta a la même forme générale, présente les mêmes divisions dans l'assise sous-épidermique (V) que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, mais il est plus ou moins massif suivant

les espèces. Dans *E. pungens*, il forme un véritable obturateur coiffant la base de l'ovule (IV), tandis qu'il est peu renflé dans *E. umbellata*. Ses cellules, comme celles du tissu conducteur, contiennent un protoplasma granuleux très dense, riche en glucose, mais leurs parois ne sont pas gélifiées.

3° Les faisceaux marginaux de la feuille carpellaire cessent de présenter des vaisseaux ligneux différenciés à la base du style; cependant leur liber demeure distinct jusque dans la région stigmatique.

4° A la maturité de la graine, le péricarpe desséché est membraneux comme dans les deux autres genres et le style tombe en même temps que la partie dilatée du périanthe, tandis qu'il subsiste chez les *Hippophaeae*.

Anomalies du carpelle. Les anomalies du carpelle nous sont déjà connues et nous nous bornerons à l'étude anatomique des carpelles anormaux de l'*E. pungens* renfermant des loges polliniques dans les parois de l'ovaire, le long de la ligne de suture (fig. 102 bis). Nous savons combien ce fait démontre l'homologie des organes sexuels et en particulier celle du connectif de l'anthère et de l'ovaire. Dans le cas spécial qui nous occupe, nous avons constaté a) que les faisceaux marginaux du carpelle disparaissent au niveau des loges d'anthère et qu'il ne subsiste que le faisceau médian homologue du faisceau vasculaire du connectif; b) que

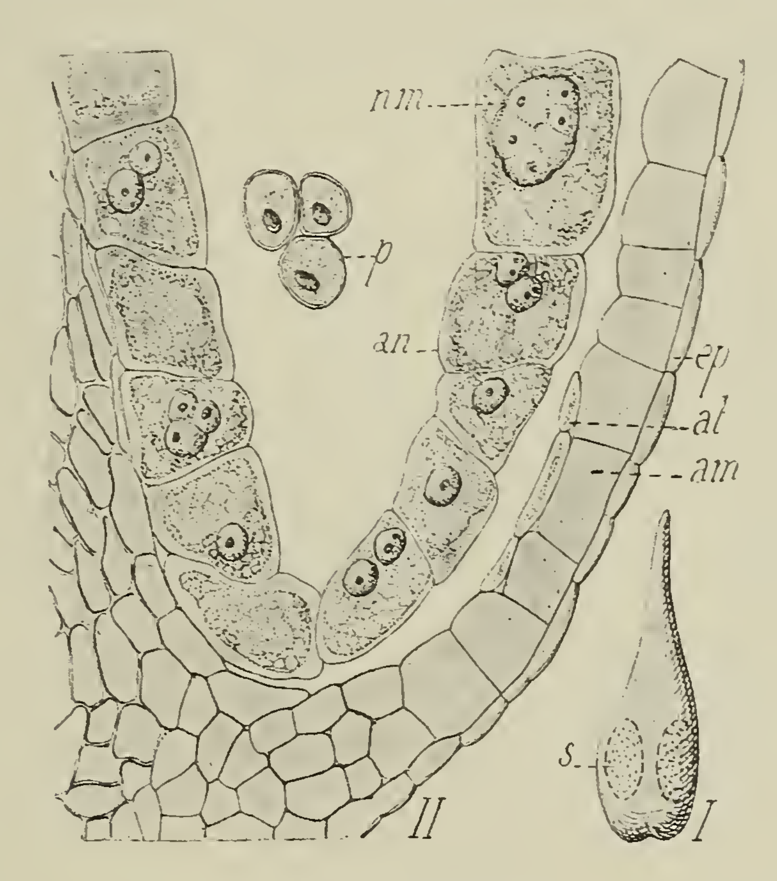


Fig. 102 bis.
Elaeagnus pungens — Anomalie du carpelle: formation de sacs polliniques dans les parois de l'ovaire; I, carpelle avec deux sacs s; II, coupe longitudinale de l'un de ces sacs; ep, épiderme; at, assise transitoire; am, assise mécanique (tannifère); an, assise nourricière; p, pollen.

les parois du sac pollinique sont presque normalement constituées et formées: 1° par un épiderme; 2° par une deuxième assise, à nombreuses cellules tannifères, homologue de l'assise mécanique de l'anthère normale, mais sans épaississements ligneux; 3° par une assise transitoire discontinue; 4° par une gaine de grosses

cellules nourricières à noyaux multiples et nucléolés. Les cloisonnements des cellules-mères primordiales du pollen se font normalement, toutefois les grains de pollen n'acquièrent pas leur complet développement.

II. Androcée.

A. Genre Hippophae.

On sait que les fleurs mâles des *Hippophae* présentent 4 grosses étamines introrses, basifixes, subsessiles, disposées comme l'indique le diagramme de la figure 7. Nous étudierons successivement le filet, le connectif, les parois des loges polliniques; le développement de l'anthère et des grains de pollen.

Structure des étamines. La structure du filet est fort simple: sous un épiderme à cellules régulières, glabre et non stomatique, se trouve un parenchyme formé de cellules à parois minces, souvent tannifères et entourant un faisceau libéro-ligneux à bois central ne comptant qu'un ou deux vaisseaux ligneux. L'épiderme du connectif est glabre, composé de cellules étroites et allongées, entre lesquelles sont parsemés quelques stomates; au-dessous de l'épiderme est un tissu parenchymateux à parois minces et cellulosiques, fortement chargé en tannin au voisinage du système conducteur et contenant çà et là des octaèdres et des aiguilles d'oxalate de calcium. Le système conducteur a le même aspect que dans le filet (fig. 103, *5*).

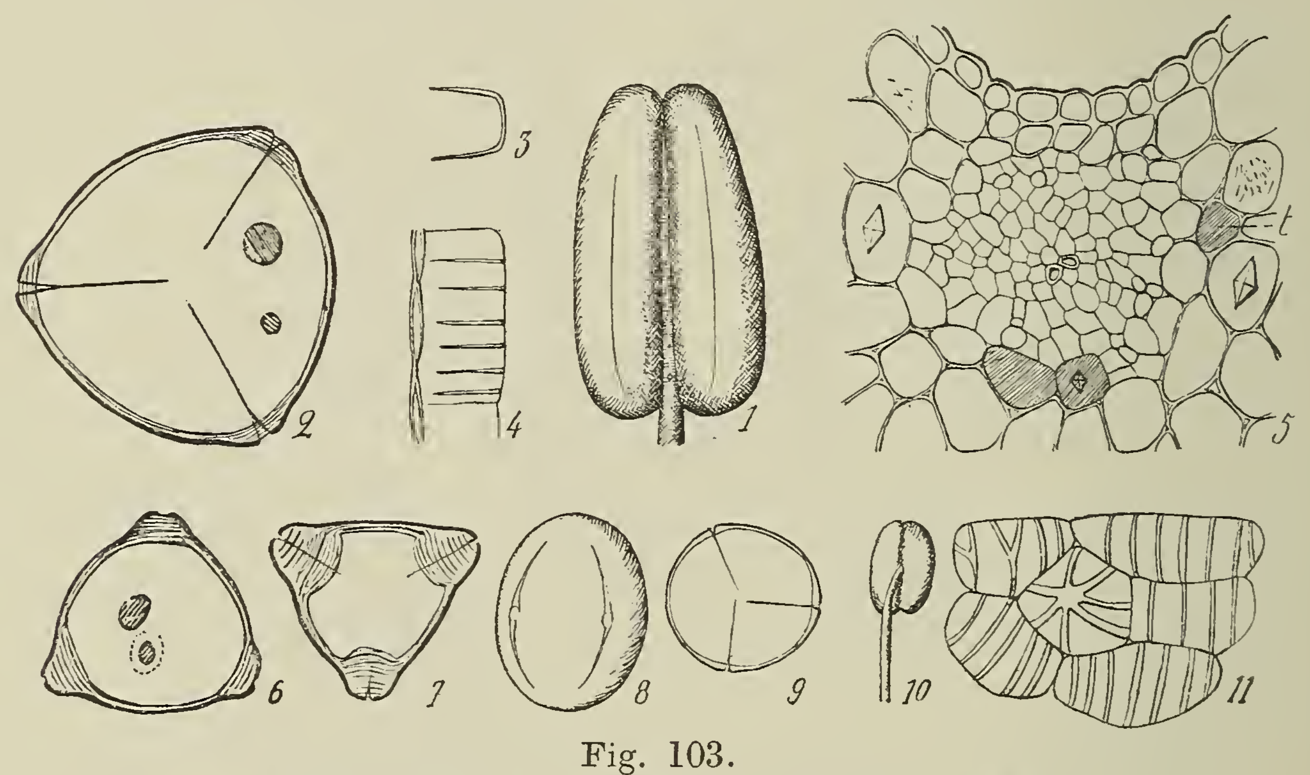


Fig. 103.

Anthères et grains de pollen — *Hippophae rhamnoides*, de 1 à 5: 1, anthère; 2, grain de pollen; gr. 230; 3, épaississement lignifié de l'assise mécanique, en 4; 5, section transversale du connectif; 6, grain de pollen de *Shepherdia rotundifolia ;* 7, de *Sh. argentea ;* 8 et 9, de *Sh. canadensis*; gr. 180; 10, étamine de *Shepherdia ;* II, assise mécanique de l'anthère.

Les loges de l'anthère sont limitées vers l'intérieur par le tissu parenchymateux du connectif et du côté externe par l'épiderme et l'assise mécanique. En section transversale, les cellules de l'épiderme sont tabulaires quand l'étamine est jeune,

mais elles se distendent et s'aplatissent à mesure que l'anthère grossit; vues de face, elles sont à contour sinueux. L'assise mécanique est formée de cellules allongées dans un sens perpendiculaire à la longueur de l'anthère et dont les parois radiales et internes sont soutenues par des épaississements en U, lignifiés, parallèles entre eux et à la fente de déhiscence (fig. 103, *3*, *4*). Cette disposition est identique à celle que Leclerc du Sablon (59) a décrite chez les Lychnis, et l'on sait comment elle détermine la déhiscence de l'anthère après la résorption partielle de la cloison qui sépare les deux loges polliniques sises du même côté du connectif.

Le grain de pollen (*2*) est subsphérique, sillonné par 3 plis méridiens équidistants, très étroits, linéaires, incomplets, ne se rejoignant pas vers les pôles; dans la région équatoriale, chacun de ces plis traverse un pore arrondi et saillant; mais par anomalie il peut exister 4 plis et 4 pores. En coupe optique, on voit que la membrane du grain de pollen est composée, comme d'ordinaire, de deux couches: l'une, l'exine, est jaune, lisse, cutinisée, interrompue au-dessus des pores et des plis; l'autre, l'intine, située à l'intérieur de la première est cellulosique, extensible et un peu épaissie en face des pores. Lorsque l'on examine un grain de pollen dans l'acide phénique, on distingue assez facilement ses deux noyaux, surtout après coloration au vert de méthyle; ces noyaux sont très arrondis, entourés de protoplasma et le noyau végétatif (1 nucléole) a un diamètre au moins double de celui du noyau reproducteur.

Des réactifs appropriés (iodure de potassium iodé, teinture d'Alkanna, liqueur de Fehling) montrent que les grains de pollen des *Hippophae* contiennent beaucoup d'amidon, un peu d'huile et de glucose; leur diamètre moyen est de 30—40 μ et ils comptent parmi les plus petits dans la famille des Eléagnacées. Leur richesse en amidon fait qu'ils n'éclatent pas facilement dans l'eau, et comme ils sont facilement transportables par le vent en raison de leurs faibles dimensions, l'anémophilie des *Hippophae* se présente avec des caractères très accusés.

Développement de l'anthère. Le développement de l'anthère chez *H. rhamnoides* et dans toutes les Eléagnacées ne présente rien de bien particulier si ce n'est une certaine irrégularité dans la formation de l'assise transitoire. Comme d'ordinaire, l'anthère apparaît d'abord sous la forme d'un mamelon offrant en coupe transversale un contour trapézoïde aux angles arrondis. Les cellules sous-épidermiques situées dans ces angles se cloisonnent parallèlement à la surface de l'anthère et constituent les 4 sacs polliniques. Un premier cloisonnement d'une cellule sous-épidermique donne une cellule externe et une cellule interne dite cellule-mère primordiale du pollen; les cellules externes par division tangentielle forment ensuite l'assise mécanique et l'assise transitoire, mais il faut remarquer que ce cloisonnement ne se produit pas toujours d'une façon uniforme et que l'assise transitoire est discontinue (fig. 103, bis), réduite à quelques plages plus

ou moins étendues, comme on peut le vérifier par des coupes dirigées en tous sens. La cellule-mère primordiale se divise radialement et tangentiellement pour constituer les cellules-mères définitives du pollen, donnant chacune 4 grains de pollen par cloisonnement simultané comme chez toutes les Dicotylédones et les Orchidées.

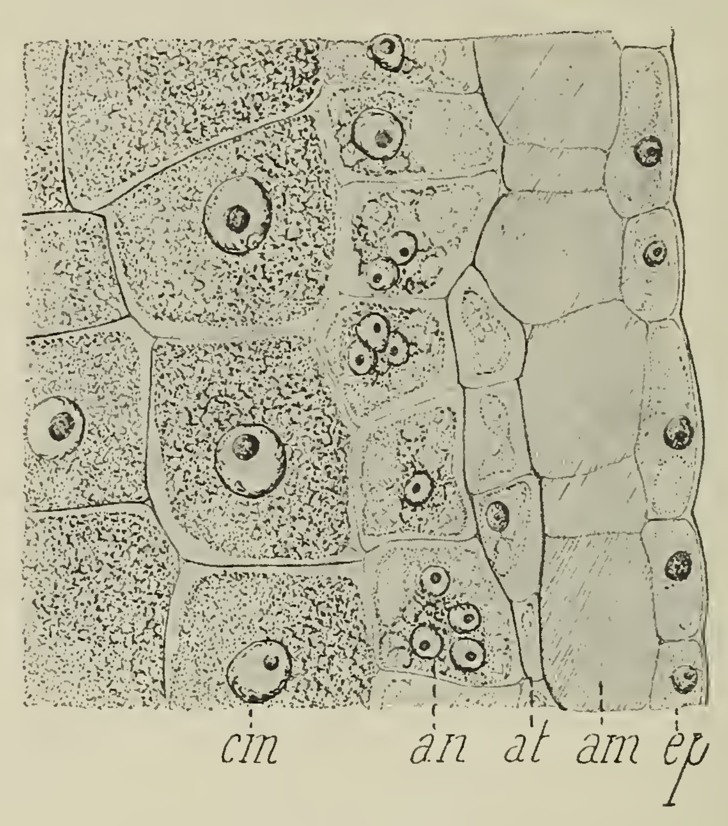


Fig. 103 bis.
Développement de l'anthère — Section longitudinale d'une jeune étamine de l'*E. pungens;* am, assise mécanique encore dépourvue d'épaississements ligneux, mais remplie de substances tannoïdes; an, assise nourricière; at, assise transitoire; cm, cellules-mères des grains de pollen.

Le contenu des cellules de l'assise mécanique, même lorsqu'elles sont très jeunes, se colore vivement en bleu ou en vert et le reste de l'anthère en rouge quand on emploie les doubles colorations suivantes: fuchsine-vert d'iode, fuchsine-bleu de méthyline, safranine-bleu de méthylène; il se combine avec l'acide picrique pour former une substance de couleur ambrée, dure et cassante dans les matériaux paraffinés; aussi, avons-nous dû rejeter l'emploi des réactifs fixateurs contenant de l'acide picrique (liquide de Bouin) en raison de cet inconvénient. Les composés donnant les réactions précédentes nous paraissent être des tannoïdes. Les cellules de l'assise nourricière ne sont détruites que tardivement, bien après celles de l'assise transitoire; leur noyau se divise au préalable en trois ou quatre fragments et l'on voit apparaître un grand vacuole du côté externe de la cellule.

B. Genre Shepherdia.

On sait que les fleurs mâles des *Shepherdia* ont 8 étamines dont les filets minces et très allongés sont dirigés perpendiculairement à l'axe floral et fixés au dos des anthères. Ces étamines (fig. 103, *6—11*) ont une structure anatomique très voisine de celle des mêmes organes des *Hippophae*; elles s'en distinguent cependant par les caractères suivants: 1⁰ le système conducteur de l'anthère (liber et cellules allongées non lignifiées) est entièrement situé au-dessus du point d'insertion du filet et il n'y a pas

de vaisseaux ligneux différenciés dans le connectif; 2° l'assise mécanique de l'anthère, en outre des éléments déjà décrits chez *H. rhamnoides*, comprend un certain nombre de cellules isodiamétriques présentant des épaississements ramifiés; du reste, cette assise est souvent dédoublée au voisinage du connectif; 3° les grains de pollen sont fortement trigones dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia* (diamètre: 50 μ), et de forme elliptique dans *Sh. canadensis* (longueur du grand axe: 50 μ, du petit axe: 35—40 μ).

C. Genre Elaeagnus.

L'androcée des fleurs (hermaphrodites) des *Elaeagnus* est composé de 4 étamines à anthères dorsifixes, pourvues d'un filet généralement moins long que l'anthère elle-même et presque nul dans certaines espèces. Ce filet (fig. 104, *2*) est glabre ou très rarement pubescent, inséré à des niveaux variables sur le connectif

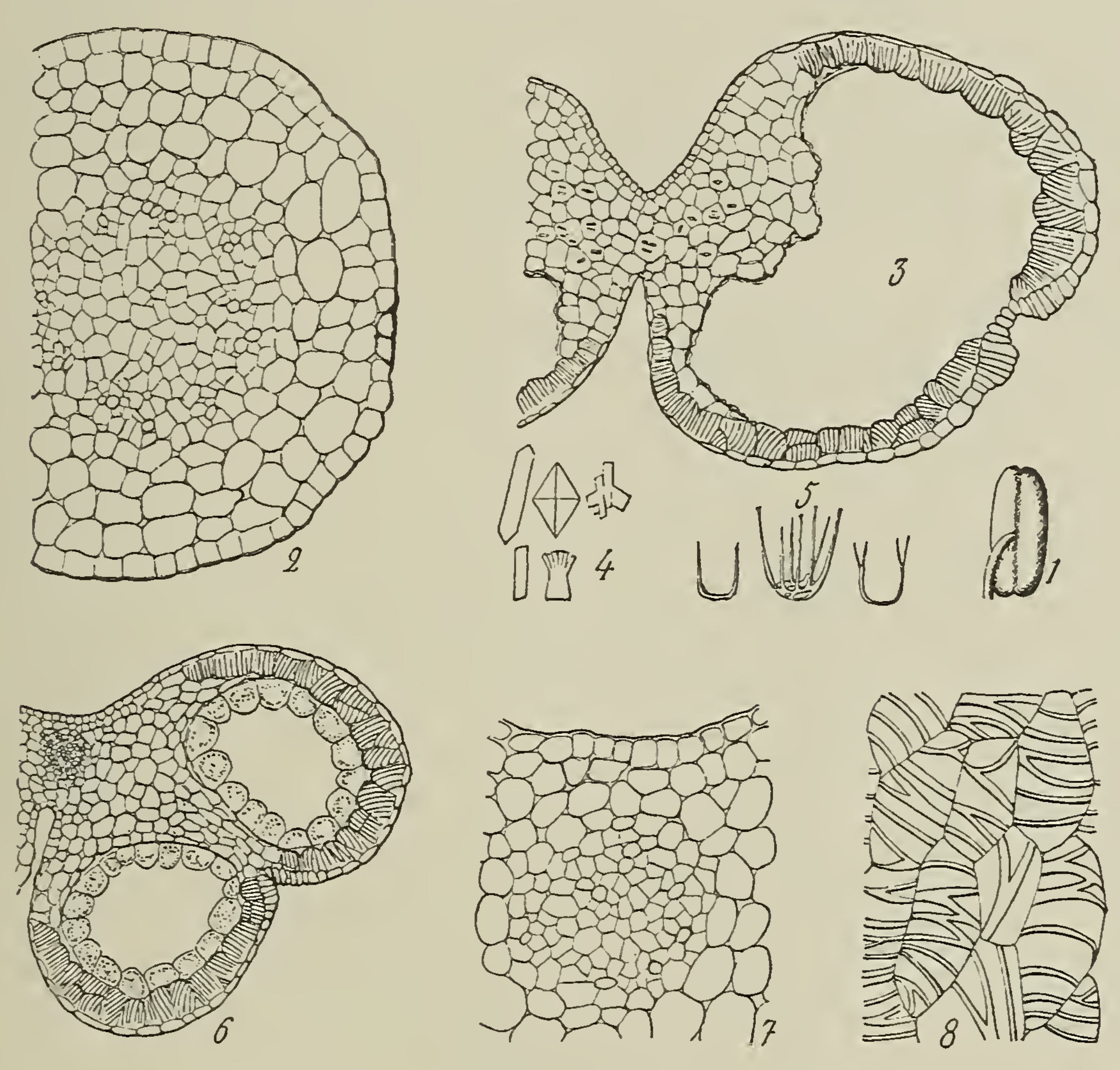


Fig. 104.
Etamine de l'*Elaeagnus hortensis* — 1, étamine; 2, section transversale du filet; gr. 100; 3, section transversale de l'anthère au-dessous de l'insertion du filet; 6, au-dessus du filet; gr. 40; 7, section transversale du connectif; gr. 180; 8, cellules de l'assise mécanique de l'anthère; gr. 100; 4, cristaux du connectif; 5, différentes formes des épaississements ligneux de l'assise mécanique.

et de section plus ou moins arrondie; l'anthère a un contour ovale, arrondi, elliptique ou subrectangulaire; son connectif est glabre ou pubescent, rarement prolongé en pointe vers le sommet de l'anthère.

Le développement de ces étamines s'opère comme dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia*; leur structure (fig. 104) se distingue de celle des étamines des *Hippophae* par les caractères suivants: 1° le système conducteur du filet et du connectif com-

prend un liber périphérique entourant un tissu central formé de cellules allongées non différenciées en vaisseaux ligneux (il n'y a pas de tissu conducteur dans la partie du connectif située au-dessous de l'insertion du filet); 2° le filet et le connectif ne portent pas de stomates, mais sont pubescents dans quelques espèces; leurs tissus sont dépourvus de cristaux d'oxalate de calcium (*E. pungens*, *E. umbellata*) ou bien en contiennent une assez grande quantité (*E. hortensis*); 3° les épaississements ligneux de l'assise mécanique de l'anthère (fig. 104, *5*, *8*) sont plus larges, plus nombreux que dans les autres genres; aux formes simples dites en U sont souvent associées (*E. umbellata*) des formes ramifiées et anastomosées sur les parois radiales des cellules; 4° en section transversale, l'assise mécanique paraît souvent double (fig. 105, *11—12*), mais ce n'est qu'une fausse apparence occasionnée par la jonction oblique des éléments de cette assise, lesquels se recouvrent en partie comme les tuiles d'un toit, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par des coupes longitudinales; 5° l'épiderme, généralement très plat sur toute la surface de l'anthère, peut dans certaines espèces (*E. hortensis*) être composé de cellules hautes et étroites au voisinage de la ligne de déhiscence.

Les grains de pollen (fig. 105, *1—5*) ont sensiblement la même forme que ceux de l'*Hippophae rhamnoides*, mais leurs plis sont très courts et larges; l'intine est plus épaisse et les noyaux plus volumineux; le noyau végétatif, au lieu d'être arrondi, est souvent ellipsoïde ou un peu arqué.

Le nombre des pores est normalement de 3; toutefois, on trouve un certain nombre de grains à 4 pores dans *E. viridis*, *E. lanceolata*, *E. rostrata*, *E. multiflora*. Les grains de pollen les plus petits, d'un diamètre de 35 à 40 μ, s'observent chez *E. conferta* (espèce anémophile à anthères très mobiles); les plus grands, d'un diamètre de 70—80 μ, sont ceux de: *E. hortensis*, *E. Loureiri*, *E. Griffithii*, *E. arborea*; les dimensions les plus fréquentes sont voisines de 50 μ. Voici les mesures (longueur du diamètre) se rapportant aux grains de pollen de la plupart des espèces d'*Elaeagnus*: *E. conferta*, 35—40 μ. — *E. rotundifolia*, 38—40 μ. — *E. Thwaitesii*, 40—45 μ. — *E. Gaudichaudiana*, 45—48 μ. — *E. Gussoni*, *E. ferruginea*, *E. argentea*, *E. Thunbergii*, *E. Zollingeri*, *E. Cumingii*, *E. tonkinensis*, *E. rostrata*, *E. latifolia*, *E. indica*, *E. difficilis*, 48—50 μ. — *E. triflora*: ssp. *eu-triflora*, ssp. *tetragonia* et ssp. *obsoleta*, 50—52 μ; ssp. *rigida*, 50—55 μ. — *E. kologa*: ssp. *eu-kologa* et ssp. *macrophylla*, 60—65 μ; ssp. *ceylanica* et ssp. *Grisebachii*, 50—52 μ. — *E. lanceolata*, 55—58 μ. *E. pungens*, *E. glabra*, *E. Davidi*, *E. yunnanensis*, 55—60 μ. — *E. viridis*, *E. umbellata*, *E. Grijsii*, 60—62 μ. — *E. macrophylla*, 60—65 μ. — *E. Bockii*, 65—68 μ. — *E. hortensis*: ssp. *continentalis*, 65 μ; ssp. *songorica*, 70—75 μ; ssp. *angustifolia*, 70—80 μ. — *E. Griffithii*, 70 μ. — *E. Loureiri*, 75 μ. — *E. multiflora*, 75—80 μ. — *E. arborea*, 80—85 μ.

Le pollen des Eléagnacées a été ainsi décrit par Mohl (71): „α) triangulaire, fortement aplati, de petites papilles sur les angles:

E. angustifolia; β) ovoïde, 3 plis; dans l'eau, sphérique avec trois bandes étroites, sur celles-ci des papilles: *H. rhamnoides*". Nous ferons remarquer que nos observations ne concordent pas exacte-

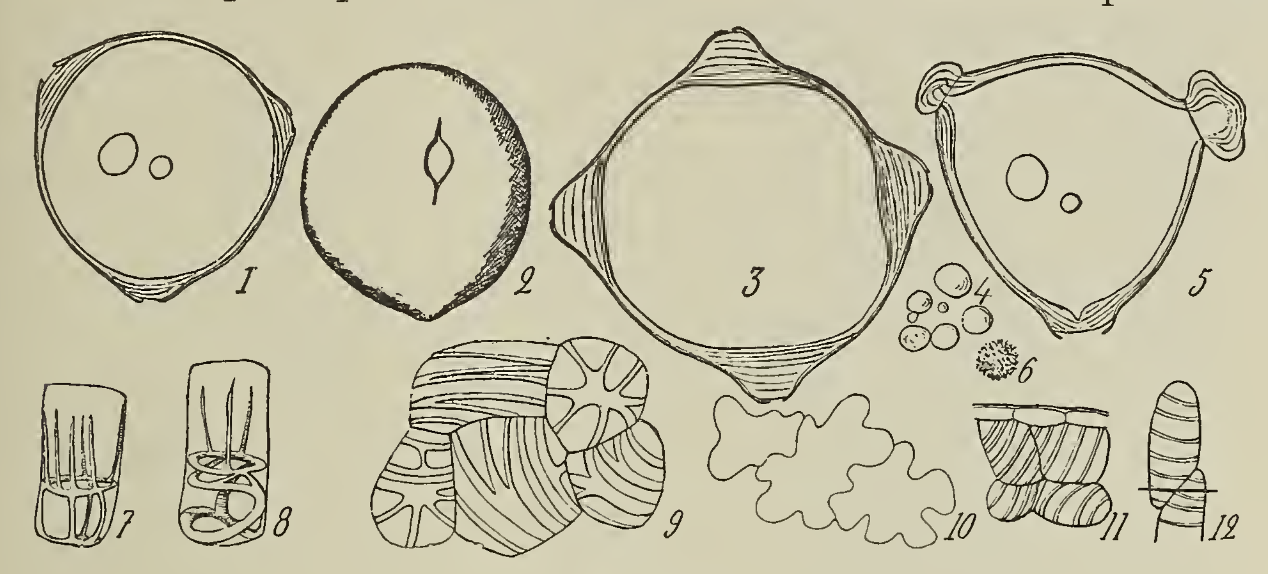


Fig. 105.

Pollen des *Elaeagnus* — 1—2, *E. pungens*; 3, grain de pollen de l'*E. multiflora* avec 4 pores; 4, grains d'amidon; 6, corpuscule minéral de l'*E. multiflora*; 5, grain de pollen de l'*E. hortensis* commencant à germer; gr. 180; 7—8, cellules de l'assise mécanique de l'*E. umbellata* ssp. *parvifolia*, mélangées à des formes plus simples; 9, cellules de l'assise mécanique de l'anthère de l'*E. Grijsii*; 10, épiderme de l'anthère de l'*E. umbellata*; II, assise mécanique semblant dédoublée; 12, explication de l'aspect précédent.

ment avec ces descriptions, ainsi: 1⁰ le pollen de l'*E. angustifolia* est ovoïde, non aplati, et son aspect triangulaire est dû à ses 3 pores qui sont très saillants; 2⁰ nous n'avons jamais observé de papilles sur les grains de pollen des Eléagnacées, et l'aspect faiblement réticulé qu'ils semblent avoir en certains cas provient des grains d'amidon polyédriques qui se pressent à leur intérieur.

Anomalies de l'androcée-Staminodes. Les anomalies de l'androcée dans les différents genres des Eléagnacées nous sont déjà connues, du moins dans leurs formes extérieures; au point de vue anatomique, nous ajouterons: 1⁰ que les carpelles résultant de la modification des étamines dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia* présentent bien, tout au moins vers leur base, un faisceau vasculaire médian et 2 faisceaux marginaux comme les carpelles normaux; 2⁰ que les staminodes des fleurs femelles des *Shepherdia* et des fleurs de l'*E. macrophylla* sont uniquement parenchymateux et n'ont aucune ébauche de loges polliniques: les cellules de leur région centrale sont très allongées, mais ne se différencient jamais en vaisseaux ligneux et en vaisseaux libériens. Les staminodes des *Shepherdia* sont glabres, ne présentent pas de stomates et contiennent quelques aiguilles d'oxalate de calcium; ceux de l'*E. macrophylla*, au contraire, portent des poils, des stomates, et sont dépourvus de dépôts cristallins.

III. Nectaires.

A. Genre Hippophae.

Fleur mâle. Dans la fleur mâle (fig. 106, VI, VII), le nectaire est constitué par un épaississement du plateau récepta-

culaire. Les cellules de cette région, fortement chargées de glucose au moment de l'anthèse, ont des parois minces et constituent un tissu glanduleux à la surface duquel on ne voit jamais perler de gouttelettes liquides. L'épiderme du nectaire est dépourvu de stomates; ses cellules sont petites, polygonales, de contour rectiligne. Au-dessous de cet épiderme, on distingue 3 ou 4 assises de cellules incolores à parois très minces, laissant entre elles de petits méats et beaucoup moins grosses que les cellules du tissu sous-jacent, d'aspect utriculaire et contenant un peu de chlorophylle.

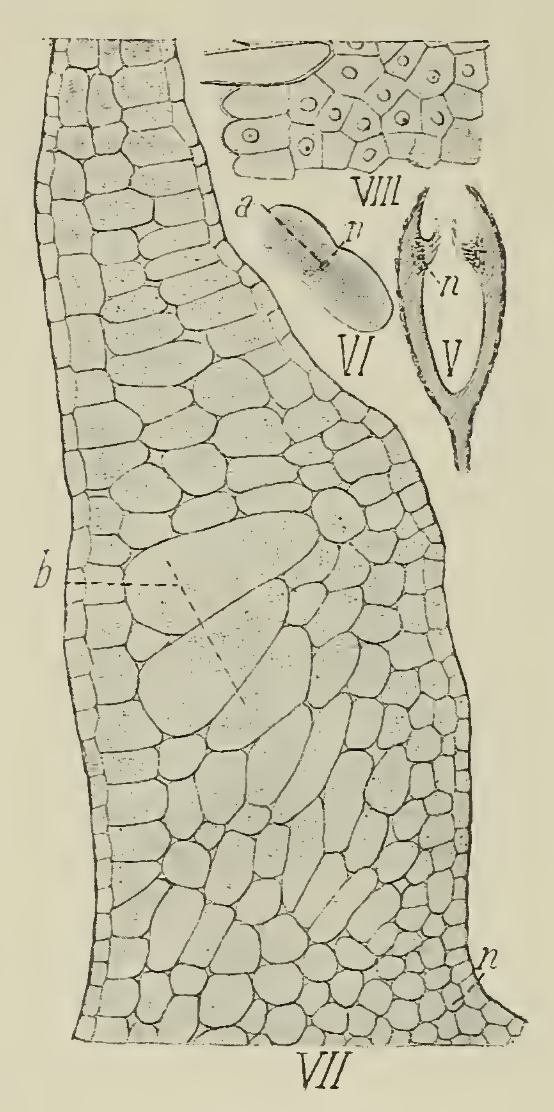


Fig. 106.

Nectaires de l'*Hippophae rhamnoides* — V, section longit. du périanthe d'une fleur femelle; VI, périanthe diphylle d'une fleur mâle; VII, section du périanthe de la fleur mâle suivant la ligne a de VII; gr. 60; VIII, une portion du nectaire n de la fleur femelle (cloisonnement de l'assise sous-épidermique); p. poils; s. style; n, nectaire; c. périanthe; cc, cellules conductrices; st, stomates.

Fleur femelle. La région nectarifère (Fig. 106, V, VIII) est située à la base des deux lobes du périanthe, où elle forme un épaississement annulaire portant de nombreux poils fasciculés entourant le style et s'opposant à l'entrée des poussières et de l'eau dans la coupe réceptaculaire. Des coupes effectuées dans cette région montrent: 1° que l'épiderme est papilleux, pubescent, non stomatique; 2° que les cellules sous-épidermiques subissent de nombreux cloisonnements tangentiels et constituent à elles seules une grande partie du nectaire; que les éléments de ce tissu ont un contenu protoplasmique très dense et sont pourvus de gros noyaux arrondis.

B. Genre Shepherdia.

Dans le genre *Shepherdia*, le nectaire (fig. 106, I—IV) est formé par 8 glandes contiguës réunies en anneau à la base des 4 lobes du périanthe. Il a le même aspect et la même structure dans les fleurs mâles et les fleurs femelles. Ces glandes ont la forme de mamelons ellipsoïdes, jaunâtres, pressés les uns contre les autres, portés par des pédicelles peu distincts et très courts, abondamment recouverts de poils fasciculés ou étoilés ceignant le style et s'opposant à l'entrée de corps étrangers dans la coupe florale. Contrairement à ce que nous avons observé dans le genre *Hippophae*, l'épiderme est très stomatique.

Ces stomates sont un peu enfoncés au-dessous du niveau de l'épiderme; vus de face (Fig. 106, III), ils paraissent polyédriques car ils sont débordés par les cellules voisines. Leurs parois sont uni-

formément et faiblement épaissies; ils contiennent des grains d'amidon et sont presque totalement dépourvus de chambre sous-stomatique. Leur plus grand diamètre est de 38—40 μ dans *Sh. argentea,* de 28—29 μ dans *Sh. canadensis* et *Sh. rotundifolia.*

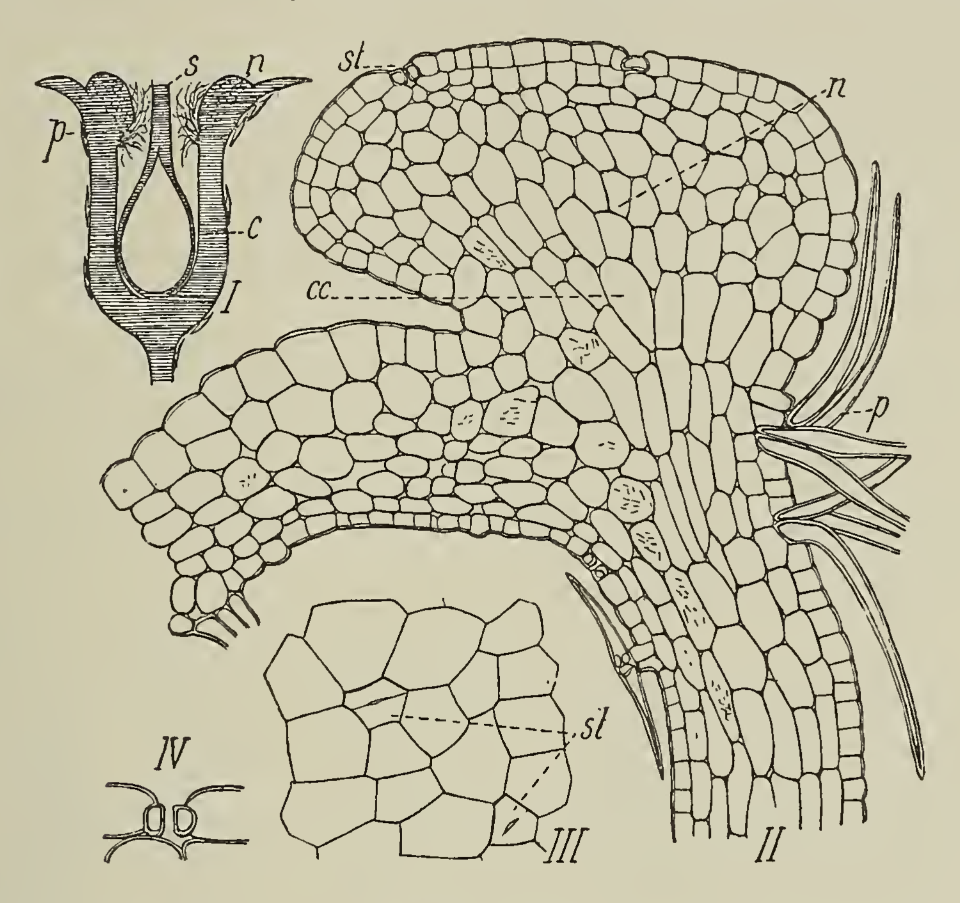


Fig. 106 bis.
Nectaires des *Shepherdia* — I, section longitudinale d'une fleur femelle de *Sh. canadensis;* II, section longitudinale de la partie supérieure du périanthe et du nectaire; gr. 60; III, épiderme du nectaire; gr. 180; IV, section transversale d'un stomate du nectaire.

Les cellules épidermiques des glandes nectarifères, vues par leur face libre sont polygonales, isodiamétriques, de contour rectiligne; en section transversale, elles sont tabulaires et faiblement bombées vers l'extérieur. Les cellules sous-épidermiques, comme dans le genre *Hippophae,* sont parfois cloisonnées tangentiellement. Le tissu fondamental du nectaire comprend vers la périphérie des éléments polyédriques subarrondis et dans la partie centrale des éléments allongés constituant l'ébauche d'un tissu conducteur en relation avec le système vasculaire du périanthe.

Les nectaires contiennent du glucose et un peu de tannin, des aiguilles d'oxalate de calcium dans *Sh. rotundifolia* et *Sh. argentea;* mais on n'y observe jamais, ni chlorophylle, ni grains d'amidon.

C. Genre Elaeagnus.

Le disque nectarifère des fleurs des *Elaeagnus* affecte trois formes principales: 1° Dans *E. hortensis,* il a la forme d'un manchon conique s'élevant au centre du limbe du périanthe et ceignant le style jusqu'au voisinage des anthères (type *E. hortensis*). 2° Dans *E. pungens, E. lanceolata, E. viridis, E. Bockii, E. glabra, E. Henryi, E. umbellata, E. multiflora,* etc., le nectaire a la forme d'une cuvette résultant de l'épaississement de la base et des parois latérales de la partie dilatée du périanthe ou limbe. Cette

cuvette est parfois festonnée sur ses bords par 4 lobes en forme d'ogive comme dans *E. argentea* (type *E. pungens*). 3° Dans *E. kologa, E. latifolia, E. conferta,* etc., la base seule du périanthe s'épaissit et forme un disque plus ou moins diffus. Ce disque est pubescent dans les espèces précitées, mais il est glabre dans *E. triflora* (type *E. kologa*).

Enfin, chez la plupart des *Elaeagnus,* la base des lobes du périanthe est plus ou moins épaissie, et il existe une étroite zone circulaire nectarifère à l'orifice de la coupe du limbe.

Nous étudierons successivement ces différents types de nectaires.

a) Région nectarifère située à la base du limbe.

1° Type *E. hortensis.*

Etudions une coupe longitudinale radiale du disque conique de l'*E. hortensis*, fig. 107.

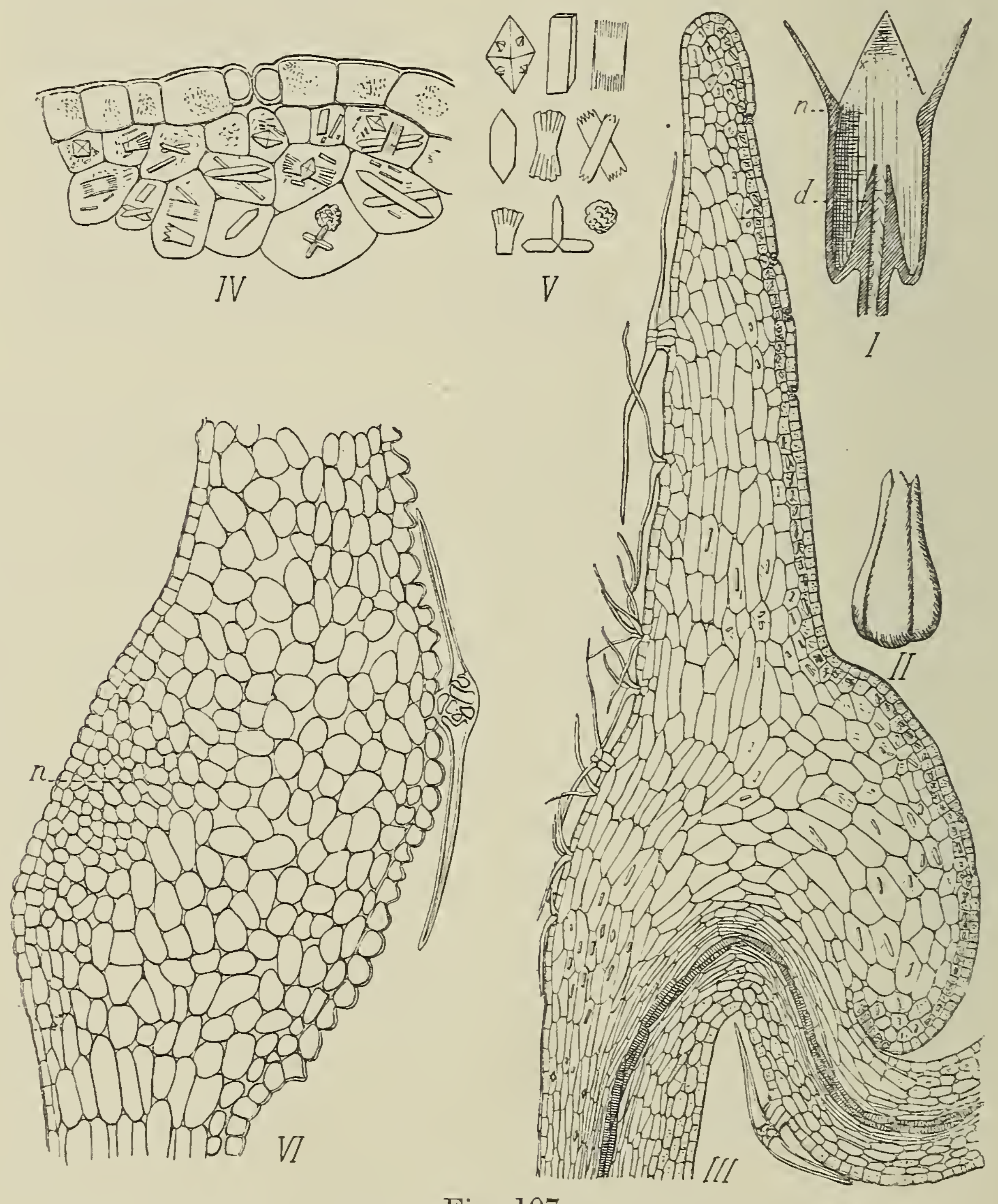


Fig. 107.

Nectaires de la fleur de l'*Elaeagnus hortensis* — I, section longit. de la fleur; n, nectaire; d, disque nectarifère; II, le disque nectarifère; III, section longit. du disque; gr. 60; IV, portion grossie de la fig. III; gr. 180; VI, section longit. de la région n de I; gr. 60.

L'épiderme interne tapissant le canal stylaire est formé de cellules tabulaires, allongées dans la direction du canal et ne contenant aucun dépôt cristallin ou tannique; il est parsemé de poils fasciculés et ne présente pas de stomates. L'épiderme externe diffère de l'épiderme interne par la présence de nombreux stomates, par l'absence de poils, par ses cellules plus hautes, plus courtes, remplies d'oxalate de calcium sableux ou en aiguilles, et parfois très tannifères.

Le parenchyme nectarifère offre à considérer: 1⁰ une zone externe, étroite, très cristalligène; les cristaux: prismes droits quadratiques, simples ou bipyramidés; tablettes isolées ou mâclées en fascicules, rectangulaires ou longuement hexagonales; aiguilles, prismes monocliniques, etc., abondent surtout dans l'assise sous-épidermique externe; 2⁰ une zone interne bordant le canal stylaire et presque entièrement dépourvue de dépôts cristallins; de même, le glucose semble localisé dans la région externe.

Vers le sommet du cône, les cellules sont étroites et allongées parallèlement à la surface épidermique; vers sa base, elles sont plus dilatées et leur plus grande dimension est dirigée perpendiculairement à la surface externe.

Les tannoïdes sont très abondants dans certaines cellules disposées en files continues, et il n'existe pas de système vasculaire différencié. La sécrétion du nectar n'est jamais abondante et se fait par des stomates ayant le même aspect que ceux des nectaires des *Shepherdia*.

2⁰ Type *E. pungens*.

L'épiderme est glabre (fig. 108, I, V, VI), parsemé de stomates légèrement enfoncés et constitués comme ceux des nectaires des *Shepherdia*; cependant, il convient de remarquer que les cel-

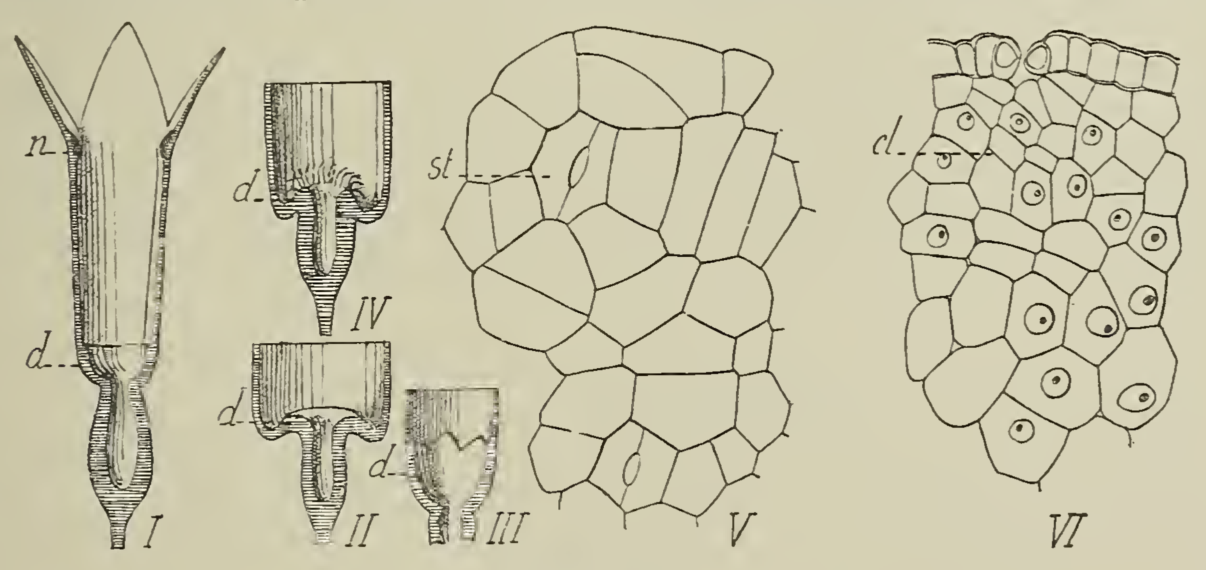


Fig. 108.

Nectaires des *Elaeagnus* — I, section longitudinale du périanthe d'une fleur d'*E. pungens;* n, nectaire de la base des lobes; d, disque épaississant la base du limbe; II, disque du type *E. triflora;* III, disque du type *E. argentea;* IV, disque du type *E. kologa;* V, épiderme du disque nectarifère d, de I; VI, section longitudinale de ce disque (cloisonnement de l'assise sous-épidermique).

lules annexes du stomate subissent de nombreux cloisonnements parallèles aux cellules de bordure, de sorte que le stomate est souvent entouré de 5—6 séries radiales de cellules. Le paren-

chyme du nectaire, constitué par de petits éléments, est riche en glucose et en tannin, mais il est dépourvu d'oxalate de calcium. Il résulte en grande partie des cloisonnements tangentiels de l'assise sous-épidermique et de l'assise sous-jacente.

3° Type *E. kologa.*

Les stomates sont très rares sur le nectaire, surtout lorsqu'il est pubescent. Le parenchyme nectarifère présente les mêmes caractères que dans le type *E. pungens.*

b) Région nectarifère située à la base des lobes.

Cette région (fig. 107, VI) est plus ou moins glanduleuse suivant les espèces; elle forme parfois une saillie en corniche assez proéminente comme dans *E. triflora, E. caudata,* etc.; son épiderme est dépourvu de stomates, et le tissu nectarifère est constitué par de petites cellules ellipsoïdes dont le grand axe est perpendiculaire à la surface externe. Ces cellules, riches en glucose au moment de l'anthèse, déterminent par leur turgescence le renversement des lobes et l'ouverture de la fleur; leur réserve sucrée s'épuisant ensuite peu à peu, leur turgescence diminue et la fleur se referme plus ou moins complètement en même temps que se flétrit son périanthe.

IV. Pédoncule floral.[1]

A. Genre Hippophae.

Les pédoncules des fleurs mâles ont sensiblement la même structure que ceux des fleurs femelles; toutefois, ils sont moins forts et leur anneau ligneux présente un plus grand nombre de petits faisceaux. Nous décrirons le pédoncule de la fleur femelle: sa structure générale est celle d'une tige (fig. 109, I). L'épiderme, non stomatique, est recouvert de gros poils écailleux brunâtres; ses cellules à parois collenchymateuses sont tabulaires, contiennent de l'oxalate de calcium, très souvent du tannin et sont protégées extérieurement par une forte cuticule. Le parenchyme cortical est formé de cellules arrondies, à parois très collenchymateuses et laissant entre elles de nombreux méats, surtout dans la région moyenne où elles sont plus grosses qu'ailleurs. Elles contiennent un peu d'oxalate de calcium, quelques grains d'amidon et du tannin en abondance; l'endoderme est peu distinct. Le péricycle est collenchymateux, d'épaisseur très inégale et contient de grosses cellules tannifères en face des rayons médullaires. Ces cellules sont très allongées suivant l'axe du pédoncule et constituent comme dans les autres fleurs des Eléagnacées un réseau sécréteur très distinct. Le liber (tubes criblés répartis en petits îlots) est collenchymateux, et en grande partie formé par le jeu

[1]) Toutes nos coupes ont été effectuées à mi-longueur du pédoncule floral.

de l'assise génératrice qui le sépare du cylindre ligneux. Celui-ci, d'un diamètre égal à la moitié du diamètre total, est composé d'une quinzaine de fascicules de vaisseaux ligneux (v. annelés spiralés, rayés, vaisseaux parfaits et trachéo-fibres). La région

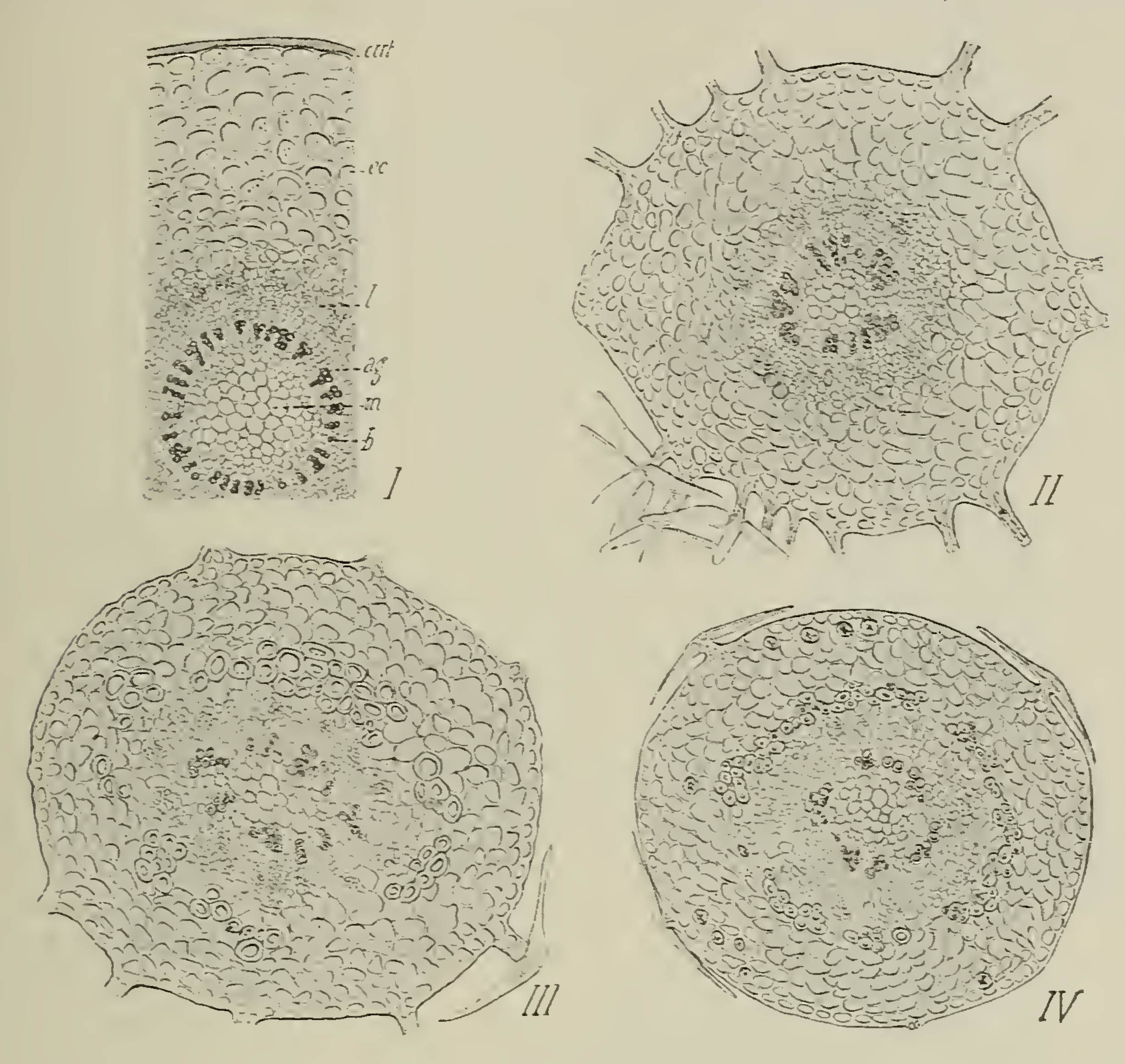


Fig. 109.
I, Pédoncule floral, fleurs femelles — I, *Hippophae rhamnoides*; gr. 90; II, *Shepherdia rotundifolia ;* III, *Sh. canadensis ;* IV, *Sh. argentea*; gr. 40.

médullaire est formée de cellules à parois très minces, non amylifères et très riches en tannin dans la région périmédullaire. Pendant la maturation du fruit, le cylindre central grossit par le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse, le collenchyme devient plus épais et les cristaux d'oxalate de calcium plus nombreux.

B. Genre Shepherdia.

Mentionnons seulement les caractères propres aux espèces de ce genre (fig. 109, II—IV), car la structure générale que nous venons de décrire chez *H. rhamnoides* est la même dans les différents genres de la famille des Eléagnacées: 1° Les poils qui recouvrent le pédoncule floral sont: rouge cuivreux dans *Sh. canadensis,* blanc-argenté dans *Sh. argentea* (écailles discoïdes et poils étoilés dans ces deux espèces), argentés dans *Sh. rotundifolia* (poils fasciculés et longuement pédonculés); 2° La cuticule est (a) très épaisse et doublée à l'intérieur par un couche cellulosique dans *Sh. argentea,* (b) mince et doublée intérieurement par une

couche cellulosique, subcollenchymateuse, très épaisse dans *Sh. canadensis* et *Sh. rotundifolia*; 3⁰ Les cellules épidermiques ne contiennent jamais d'oxalate de calcium sableux comme dans *H. rhamnoides*; 4⁰ Les stomates font défaut excepté chez *Sh. rotundifolia*; 5⁰ Le collenchyme du parenchyme cortical est faible et arrondi dans *Sh. argentea*; il est anguleux et très épais dans *Sh. argentea* et *Sh. rotundifolia*; 6⁰ L'oxalate de calcium semble manquer dans le parenchyme cortical de *Sh. argentea*; il est particulièrement abondant (oxalate sableux) dans *Sh. rotundifolia*; 7⁰ Dans *Sh. argentea* (fig. 109, IV), le parenchyme cortical contient à la périphérie de grosses cellules scléreuses. Ce fait est d'autant plus remarquable qu'il ne se produit jamais dans les tiges des Eléagnacées; 8⁰ Le péricycle (*Sh. argentea, Sh. canadensis*) présente un anneau de sclérenchyme formé de grosses fibres et de quelques cellules scléreuses; dans *Sh. canadensis*, il est simplement collenchymateux; 9⁰ Le nombre des faisceaux ligneux est plus grand que chez les *Hippophae* (organes floraux plus nombreux); 10⁰ La moelle est très collenchymateuse dans *Sh. rotundifolia*; elle est à parois minces dans les deux autres espèces de *Shepherdia*, et elle est toujours moins riche en dépôts cristallins que l'écorce.

C. Genre Elaeagnus.

Nos observations les plus importantes sur le pédoncule floral (fig. 110) sont les suivantes: 1⁰ Le pédoncule est revêtu de poils de même couleur que ceux qui recouvrent les rameaux. 2⁰ L'épaisseur de la cuticule est très variable et elle est proportionnelle à celle qu'elle atteint sur la tige. 3⁰ Les cellules épidermiques sont toujours dépourvues de dépôts cristallins et contiennent fréquemment du tannin. 4⁰ Les stomates manquent généralement; nous n'en avons observé que chez *E. umbellata* et *E. multiflora*. 5⁰ Le parenchyme cortical est formé (a) de cellules arrondies à parois peu épaisses, laissant entre elles de nombreux méats (*E. pungens, E. umbellata, E. multiflora, E. hortensis*), (b) de cellules polyédriques à parois épaisses et collenchymateuses — collenchyme anguleux — (*E. kologa, E. triflora,* etc.). L'oxalate de calcium n'existe que très rarement dans l'écorce où il est cependant très abondant chez *E. hortensis* (aiguilles et tab-

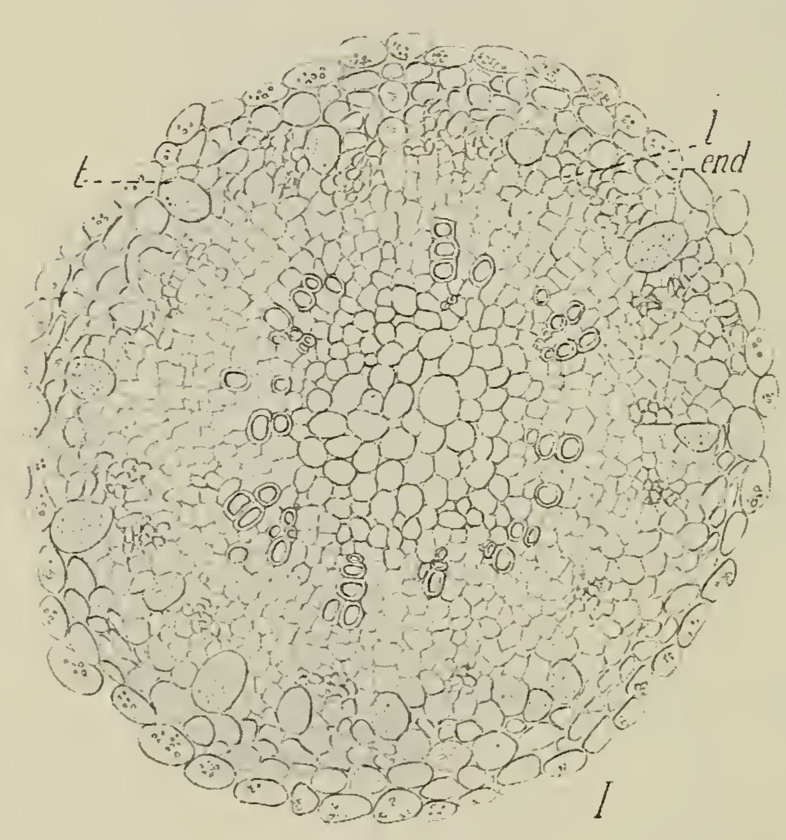


Fig. 110.

Pédoncule floral des *Elaeagnus* — I, cylindre central du pédoncule floral de l'*E. pungens*; t, tannifères; l, liber; end, endoderme; gr. 180.

lettes). L'endoderme est facilement reconnaissable à la grande quantité d'amidon qu'il contient jusqu'à parfaite maturité du fruit. 6⁰ Le péricycle est dépourvu de sclérenchyme (*E. pungens, E. hortensis,* etc.), ou bien renferme de nombreuses fibres réparties en îlots plus ou moins grands (*E. multiflora, E. triflora, E. ferruginea, E. Gussoni, E. umbellata,* etc.); à sa périphérie il présente de grosses cellules tannifères isolées ou réunies par 2—3 et allongées parallèlement à l'axe du pédicelle. 7⁰ Le liber, comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae,* est en grande partie d'origine secondaire et les tubes criblés sont répartis en de nombreux îlots; il existe quelques fibres libériennes dans certaines formes de l'*E. umbellata.* 8⁰ Les faisceaux ligneux, séparés par des rayons médullaires larges de 2—5 cellules, forment un anneau séparé du liber par une assise génératrice libéro-ligneuse. 9⁰ La moelle est formée (a) de cellules arrondies à parois minces ou peu épaisses, ex. *E. pungens, E. umbellata* (moelle lacuneuse), *E. hortensis* (moelle chargée d'aiguilles d'oxalate de calcium); (b) de cellules à parois très collenchymateuses, ex. *E. triflora, E. kologa, E. ferruginea* (moelle à aiguilles d'oxalate de calcium); (c) de cellules scléreuses à parois cellulosiques, sans dépôts cristallins, ex. *E. multiflora, E. Gussoni,* etc.

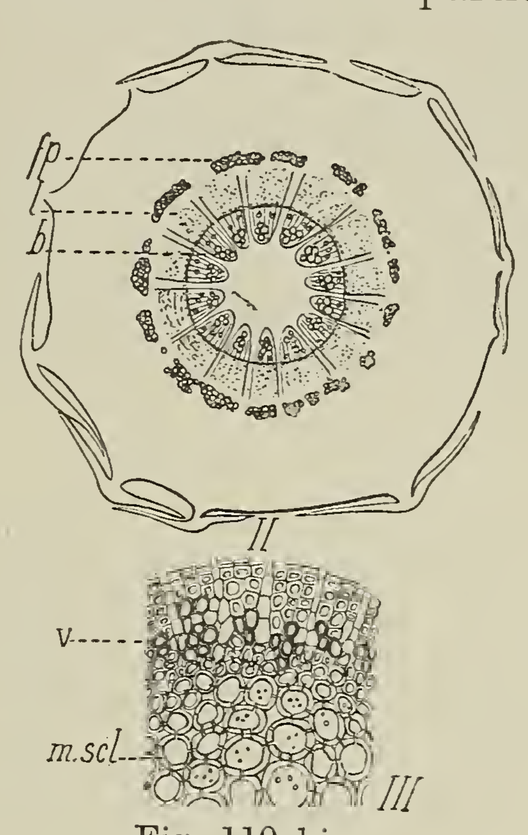


Fig. 110 bis.

Pédoncule floral des *Elaeagnus* — II, un pédicelle avec un péricycle fibreux (schéma); fp, fibres péricycliques; III, portion du pédicelle floral de l'*E. multiflora* (moelle scléreuse); m scl, cellules scléreuses médullaires.

La région périmédullaire est ordinairement riche en tannoïdes.

Le pédicelle floral ne diffère du pédoncule du fruit que par des caractères quantitatifs (volume moindre, collenchyme moins épais, sclérenchyme plus faible, dépôts cristallins moins abondants); ajoutons aussi que dans certaines espèces (*E. multiflora, E. triflora*), le pédicelle floral s'allonge considérablement pendant le développement du fruit. Cet organe, comme nous l'avons constaté, fournit de très bons caractères spécifiques anatomiques.

V. Le périanthe et l'induvie.

A. Genre Hippophae.

Fleur mâle. Les deux pièces du périanthe de la fleur mâle de l'*H. rhamnoides* sont très minces et laissent facilement apercevoir par transparence une nervure médiane et deux nervures marginales non ramifiées. Les deux épidermes sont dépourvus de stomates; celui de la face dorsale seule est recouvert de poils écailleux et étoilés; l'épiderme de la face interne est glabre. Vues de face, les cellules épidermiques ont un contour curviligne, sont

isodiamétriques et non papilleuses. Si l'on observe une coupe transversale pratiquée dans la région moyenne du lobe du périanthe, on voit que celui-ci est très mince, sauf au voisinage des nervures, lesquelles font saillie sur l'une et l'autre face. Les deux épidermes, de même hauteur, sont formés de cellules aussi hautes que larges, fortement bombées vers l'extérieur et souvent remplies de substances tanniques; le mésophylle, très lacuneux, est épais de 3 ou 4 assises de cellules plus petites que les cellules épidermiques; les faisceaux vasculaires sont composés d'un faisceau ligneux interne et d'un faisceau libérien externe beaucoup plus important que celui du bois; leur gaine touche aux épidermes et contient beaucoup de substances tanniques comme les cellules du mésophylle.

Fleur femelle. — On sait que le périanthe de la fleur femelle (fig. 111, I), au moment de l'anthèse, a la forme d'une coupe oblongue, terminée vers le haut par deux lobes minuscules; extérieurement ces lobes sont recouverts de poils étoilés et écailleux comme le reste du périanthe; intérieurement, ils sont glabres, sauf vers leur base ou l'on trouve quelques poils fasciculés; leur mésophylle très mince est parcouru par une nervure médiane et 2 nervures marginales comme celui des lobes de la fleur mâle. Ces lobes se dessèchent en grande partie après la fécondation et ne prennent qu'une faible part à la formation du faux-fruit ou induvie; aussi passerons-nous rapidement à la structure de la coupe du périanthe (région moyenne). Vues de face, les cellules de l'épiderme externe sont polygonales, isodiamétriques, de contour rectiligne; celles de l'épiderme interne, également rectilignes, sont allongées parallèlement à l'axe floral. En section transversale, les cellules de l'épiderme externe sont aussi hautes que larges; celles de l'épiderme interne sont étroitement tabulaires. Les deux épidermes sont dépourvus de stomates et l'on n'observe de poils que sur la face externe. Le mésophylle est parcouru longitudinalement par 6 faisceaux vasculaires sensiblement égaux entre eux, à bois central uniquement composé de vaisseaux annelés et spiralés et à liber enveloppant; deux d'entre eux représentent les nervures médianes des deux pièces soudées constituant le périanthe, et les 4 autres les deux paires de nervures marginales. L'assise sous-épidermique externe montre quelques cloisonnements tangentiels et radiaux; l'assise sous-épidermique interne demeure généralement simple; cependant, on peut remarquer çà et là quelques divisions tangentielles; le reste du mésophylle est formé par une dizaine d'assises de grosses cellules arrondies. Le tannin est abondant dans toutes les parties du mésophylle et même dans les épidermes.

Développement du faux-fruit (induvie).

On sait qu'après la fécondation les parois du périanthe s'épaississent pour former un faux-fruit. Cet épaississement est dû uniquement au grossissement des éléments et non à leur multiplication.

Une coupe transversale (fig. 111, II—IV), pratiquée dans un fruit mûr, montre que pendant la maturation: 1⁰ l'épiderme externe est devenu glabre, s'est fortement chargé de substances tanniques et a renforcé ses parois et sa cuticule; 2⁰ les deux assises sous-épidermiques externes se sont allongées tangentiellement et sont devenues collenchymateuses; 3⁰ les cellules du mésophylle dont les cloisons mitoyennes ont été gélifiées ont considérablement grossi et se sont allongées perpendiculairement aux épidermes (les plus grandes se trouvent dans la région moyenne et atteignent une longueur de 1 mm environ); 4⁰ les cellules de l'épiderme interne ont conservé des parois minces et ont été étirées en tous sens.

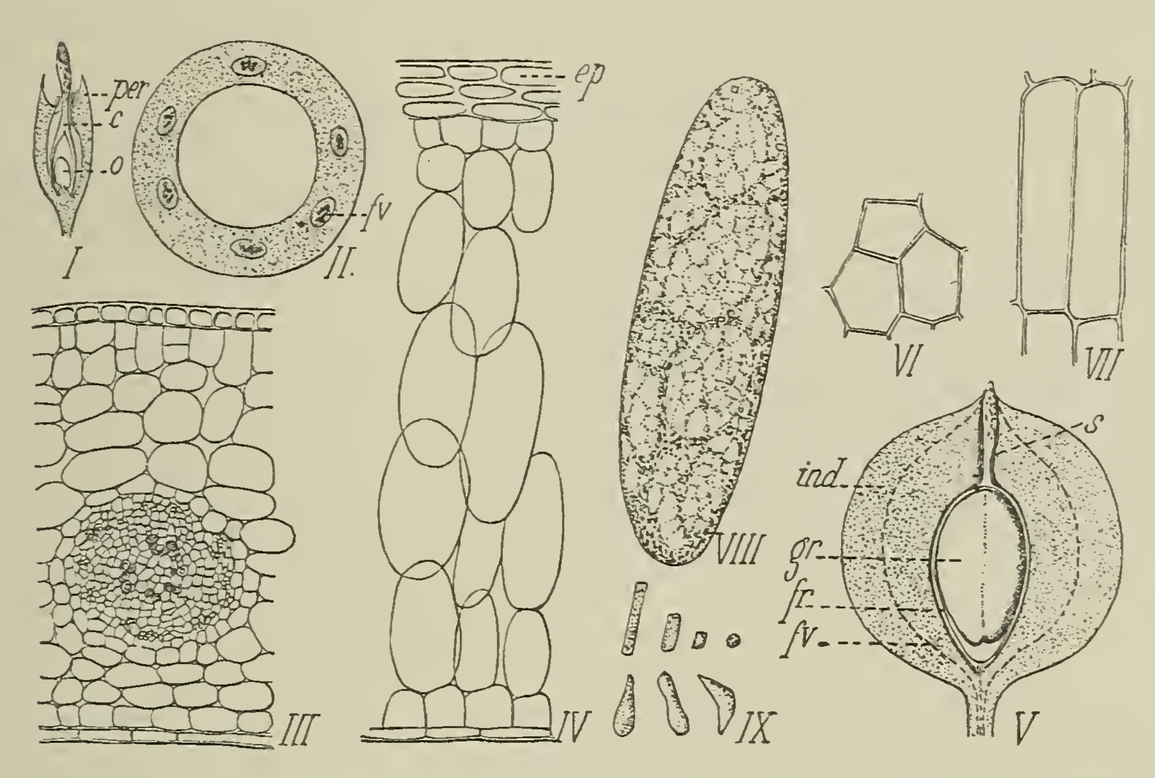


Fig. 111.

Fruit de l'*Hippophae rhamnoides* — I, section longit. d'une fleur femelle; II, section transversale du périanthe avec 8 faisceaux vasculaires, fv; III, section transv. de l'induvie au 25 juillet; gr. 40; IV, au 20 août; V, section longit. du fruit complet; gr. 6; fr, péricarpe membraneux; gr, graine; ind, induvie; fv, faisceaux vasculaires; s, style; VI, épiderme externe de l'induvie; VII, son épiderme interne; VIII, une cellule de l'induvie mûre; IX, chromoleucites des cellules de l'induvie.

Si l'on étudie maintenant le contenu cellulaire, on voit qu'il est formé d'un protoplasma peu dense, très vacuolaire, renfermant une multitude de petits chromoleucites jaune-orangé et de fines gouttelettes jaunâtres qui sont, d'après Rijn (89), un glucoside: la quercitrine ou l'un de ses dérivés la quercétine; des réactifs appropriés décèlent en outre dans le suc cellulaire un peu de glucose et une grande abondance de tannin. A l'analyse chimique, on a également reconnu une notable quantité d'acide malique[1]) (le suc des baies de l'*H. rhamnoides* corrode rapidement une plaque de marbre poli). Les chromoleucites (fig. 111, IX) sont de formes très diverses: tablettes rectangulaires, croissants, baguettes fusoïdes, petits corps ovoïdes, etc.; leur pigment jaunâtre présente avec l'acide sulfurique la réaction bien connue de la carotine.

[1]) Ueber Aepfelsaure aus *H. rhamnoides:* Ber. Chem. Ges. XXXI (1899).

La quercétine s'amasse en grosses gouttes jaune d'or, d'apparence huileuse dans les fruits desséchés; ces gouttes semblent être entourées d'une pellicule d'une consistance plus ferme que leur partie interne; elles se dissolvent partiellement et se vacuolarisent à la longue dans l'eau, l'alcool et l'éther maintenus très chauds. L'ammoniaque les dissout beaucoup plus facilement; elles disparaissent dans une solution de potasse caustique bouillante et tachent le papier. L'acide osmique, la teinture d'Alkanna, l'acide sulfurique semblent sans action.

Les propriétés chimiques de cette substance étant du reste exposées dans tous les grands traités de chimie, notamment dans l'ouvrage de Möller (72), il est inutile que nous les développions ici davantage.

B. Genre Shepherdia.

Périanthe de la fleur mâle. — Les lobes du périanthe des fleurs mâles, au nombre de 4, sont profondément découpés et très minces. Leur structure générale est la même que chez *Hippophae rhamnoides*; parmi leurs caractères particuliers, citons les suivants: 1⁰ la face interne des lobes, glabre dans *Sh. argentea* et *Sh. canadensis*, est recouverte de poils fasciculés, sessiles, dans *Sh. rotundifolia*; 2⁰ les faces externes des lobes sont blanches, tomenteuses, dans *Sh. rotundifolia*, recouvertes d'écailles argentées dans *Sh. argentea*, et de poils rougeâtres dans *Sh. canadensis*; 3⁰ les deux épidermes sont formés de cellules isodiamétriques, également hautes; l'épiderme interne ne présente pas de stomates, tandis qu'il en existe quelques-uns sur l'épiderme externe; 4⁰ les nervures sont ramifiées dans *Sh. rotundifolia*.

Périanthe de la fleur femelle. — Les lobes du périanthe des fleurs femelles sont aussi au nombre de 4 et présentent les mêmes caractères que ceux des fleurs mâles; cependant ils sont un peu plus épais, et dans *Sh. rotundifolia*, les stomates, répartis sur les deux faces, sont plus nombreux sur l'épiderme interne que sur l'épiderme externe. Dans sa partie cupuliforme, le périanthe présente en section transversale 8 faisceaux vasculaires déterminant 8 saillies longitudinales à son intérieur: 4 de ces faisceaux correspondent aux nervures médianes des lobes et les 4 autres aux nervures marginales (fig. 112, II). L'épiderme interne est toujours glabre et dépourvu de stomates; l'épiderme externe est recouvert de poils de différentes formes et de différentes couleurs; il est stomatique ou non. Le mésophylle est épais de 7 à 8 rangées de cellules contenant des cristaux d'oxalate de calcium (sable et aiguilles) et d'autant plus arrondies et plus grosses qu'elles occupent une situation plus centrale; les cloisonnements tangentiels des cellules sous-épidermiques sont beaucoup moins fréquents que dans le genre *Hippophae*.

Parmi les caractères du périanthe particuliers aux différentes espèces de *Shepherdia*, nous ferons connaître les plus importants: 1⁰ dans *Sh. rotundifolia*, le périanthe est tomenteux, recouvert

de poils fasciculés; chez *Sh. argentea,* les poils sont argentés, et discoïdes; dans *Sh. canadensis,* les poils sont d'un rouge cuivreux et écailleux; 2⁰ le liber des nervures enveloppe complètement le bois (*Sh. rotundifolia*); il est seulement dorsal et latéral (*Sh. argentea* et *Sh. canadensis*); 3⁰ les cellules épidermiques des deux faces sont isodiamétriques et de contour rectiligne dans *Sh. rotundifolia,* tandis que dans les deux autres espèces de *She-*

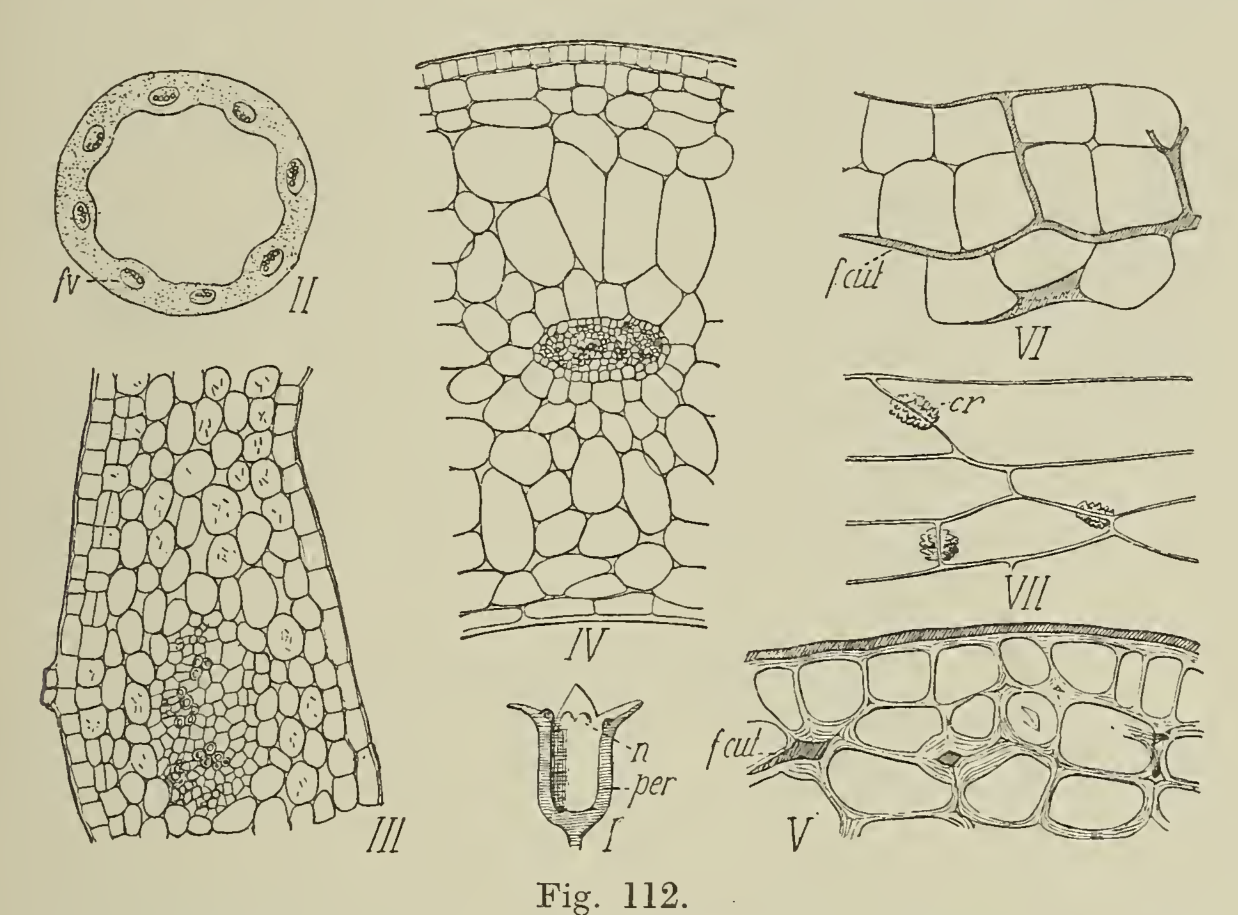


Fig. 112.

Fruit de *Shepherdia argentea* — I, section longitudinale du périanthe de la fleur femelle; n, nectaires; II, section transversale de ce périanthe; III, l'induvie en mars (sect. transv.); IV, cette induvie en juin; gr. 40; V, portion périphérique de l'induvie mûre montrant des filets de cutine, f. cut; VI, ces filets vus sur une coupe tang. de l'induvie; VII, cellules du fruit véritable (membraneux), avec des dépôts cristallins de malophosphate de calcium?

pherdia, elles sont de formes différentes suivant qu'elles appartiennent à l'un ou à l'autre épiderme: celles de l'épiderme externe sont isodiamétriques et rectilignes comme dans *Sh. rotundifolia;* celles de l'épiderme interne sont subrectangulaires et allongées transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe floral; 4⁰ les stomates semblent faire totalement défaut sur l'épiderme externe de *Sh. argentea;* 5⁰ dans cette dernière espèce, aux cristaux d'oxalate de calcium aciculaires, communs à tous les *Shepherdia,* s'ajoutent des octaèdres de la même substance.

Pendant la maturation de l'induvie ou faux-fruit, les cellules du mésophylle grossissent considérablement et se séparent les unes des autres par gélification de leur cloison mitoyenne, sauf dans les deux assises sous-jacentes à l'épiderme externe où elles demeurent intimement unies; les parois externes des deux épidermes s'épaississent et deviennent très collenchymateuses; les dépôts d'oxalate de calcium, loin d'augmenter, semblent au contraire diminuer, etc.

La chair du fruit mûr (induvie) est jaune orangé (*Sh. argentea*), rouge corallin (*Sh. canadensis*), jaunâtre (*Sh. rotundifolia*). Cette

coloration, comme chez les *Hippophae,* est due à des chromoleucites de formes diverses, et à des gouttelettes de quercétine et de quercitrine. Le glucose, le tannin et l'acide malique donnent aux fruits des *Shepherdia* une saveur à la fois douce, acidulée et astringente.

Les fruits de *Sh. argentea* présentent certaines particularités anatomiques assez intéressantes: 1° dans les fruits conservés à l'alcool, les cellules épidermiques externes contiennent de petites masses minérales mamelonnées, adhérentes aux parois cellulaires, de telle façon que les dépôts cristallins de deux ou trois cellules contiguës s'effectuent en un même point; ces dépôts nous ont paru être du malophosphate de calcium (fig. 112, VII); 2° les parois des deux assises cellulaires sous-jacentes à l'épiderme externe sont collenchymateuses, et portent parfois, surtout vers leurs angles, des filets de cutine. En section transversale (V), ces filets ont l'aspect de points jaunâtres et brillants, intercalés entre les parois épaissies des cellules; sur une section tangentielle du fruit (VI), on constate qu'ils forment un véritable réseau donnant de la fermeté à la partie superficielle de la fausse-baie (induvie).

C. Genre Elaeagnus.

Le périanthe des fleurs des *Elaeagnus* offre à considérer 3 parties distinctes: 1° les lobes au nombre de 4; 2° une partie tubuleuse et dilatée ou limbe; 3° une partie étroitement tubuleuse enserrant l'ovaire ou tube. Nous étudierons successivement ces trois parties au moyen de coupes pratiquées dans leur région moyenne.

1° Lobes. Prenons comme type la fleur de l'*E. pungens* (fig. 113, I—IV). Les lobes sont triangulaires, abondamment recouverts de poils écailleux et étoilés sur la face externe et presque glabres sur la face interne où l'on ne trouve que quelques poils très simples, formés de 5 ou 6 cellules; par transparence, on voit que les lobes sont parcourus par une nervure médiane et 2 nervures marginales réunies par des anastomoses. Vues de face, les cellules de l'épiderme externe (III) sont sensiblement isodiamétriques et à contour onduleux; çà et là, elles bordent, au nombre de 4—6, des stomates orientés en tous sens. Les cellules de l'épiderme interne (IV) sont un peu plus grandes que les précédentes, de contour plus sinueux et s'allongent souvent en papilles d'autant plus grandes qu'elles sont plus proches de la marge; dans cette région, il existe même des papilles formées de plusieurs cellules placées bout à bout. La face interne des lobes n'est jamais stomatique. Sur une section transversale (V), on voit: 1° que l'épiderme externe est formé de cellules fortement bombées vers l'extérieur; 2° que l'épiderme interne est papilleux; 3° que le mésophylle est très lacuneux, formé de cellules arrondies et d'autant plus sphériques qu'elles occupent une situation plus centrale; ce mésophylle a donc une structure centrique; 4° que les faisceaux libéro-ligneux sont normalement orientés; c'est-à-dire que le bois est interne et le liber externe.

Au moment de l'anthèse, les lobes ainsi que le limbe sont d'un blanc-jaunâtre et répandent un parfum pénétrant. Cette coloration est due à l'air des lacunes et aux xantholeucites provenant de l'altération des chloroleucites des cellules vertes de la jeune fleur. Quant aux essences donnant les parfums, l'acide osmique, les vapeurs d'acide chlorhydrique (méthode de E. Mesnard), indiquent qu'elles sont localisées dans les papilles de l'épiderme interne et dans quelques cellules du mésophylle.

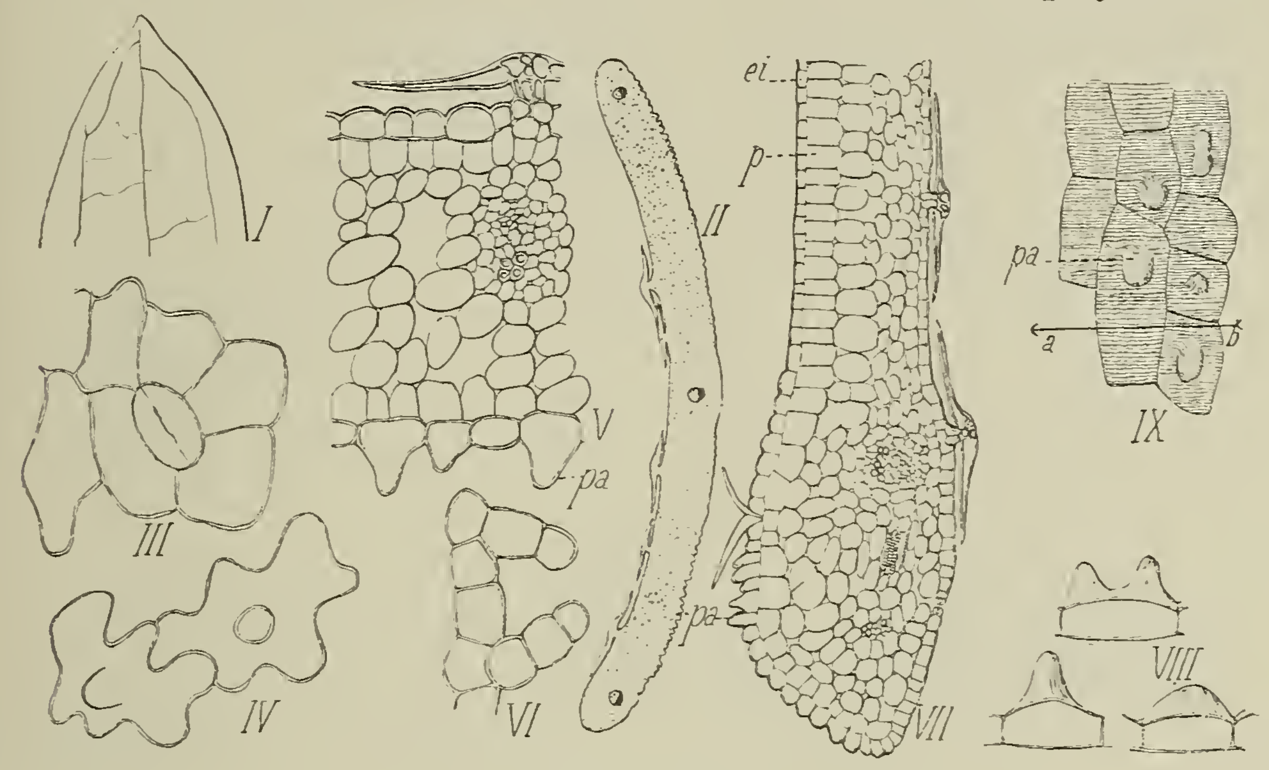


Fig. 113.

Lobes du périanthe de la fleur des *Elaeagnus* — I, lobe du périanthe de la fleur de l'*E. pungens*; II. section transversale de ce lobe dans la région moyenne; III, cellules de l'épiderme externe; gr. 180; IV, cellules papilleuses de l'épiderme interne; V, section transv. du lobe dans la région papilleuse; gr. 60; VI, papilles de la marge; VII. section transversale dans la région moyenne d'un lobe de la fleur de l'*E. hortensis*; ei, épiderme interne; pa, cellules palissadiques; VIII, papilles de ces lobes; IX, épiderme interne dans la région papilleuse avec des stries de cutine (la flèche indique la direction de l'axe floral).

Si nous comparons à la structure précédente celle des lobes d'autres fleurs d'*Elaeagnus*, nous ferons les remarques suivantes:

1° Chez *E. hortensis*, a) les cellules épidermiques (fig. 113, VII—IX) sont à contour recticurviligne; la cuticule des cellules épidermiques de la face interne est ornée, même jusqu'à l'extrémité des papilles, de bandes saillantes, ondulées, parallèles à l'axe floral; b) certaines cellules de l'épiderme interne peuvent être doublement papilleuses; c) le mésophylle est du type bifacial: au-dessous de l'épiderme interne, il y a deux assises de grosses cellules parallélipipédiques occupant la moitié de l'épaisseur du mésophylle; l'autre moitié est formée par 4 assises de cellules arrondies; d) de nombreuses baguettes parallélipipédiques d'oxalate de calcium s'observent dans les cellules du mésophylle.

2° Chez *E. umbellata*, la structure des lobes est très voisine de celle que nous avons décrite pour *E. pungens*, mais on trouve beaucoup de petits octaèdres d'oxalate de calcium.

Limbe du périanthe. Chez *E. pungens* (fig. 114), l'épiderme interne du limbe, non stomatique et glabre, est formé de cellules subrectangulaires, allongées parallèlement à l'axe floral; l'épiderme

externe ne se distingue pas de celui des lobes; il est pubescent, stomatique et formé de cellules sensiblement isodiamétriques, à contour onduleux. En section transversale (fig. 114, II—IV), le périanthe présente 8 faisceaux libéro-ligneux dont le bois est entouré par le liber et marqués chacun par une saillie à l'intérieur du limbe. L'épiderme externe est formé de cellules plus hautes que l'épiderme

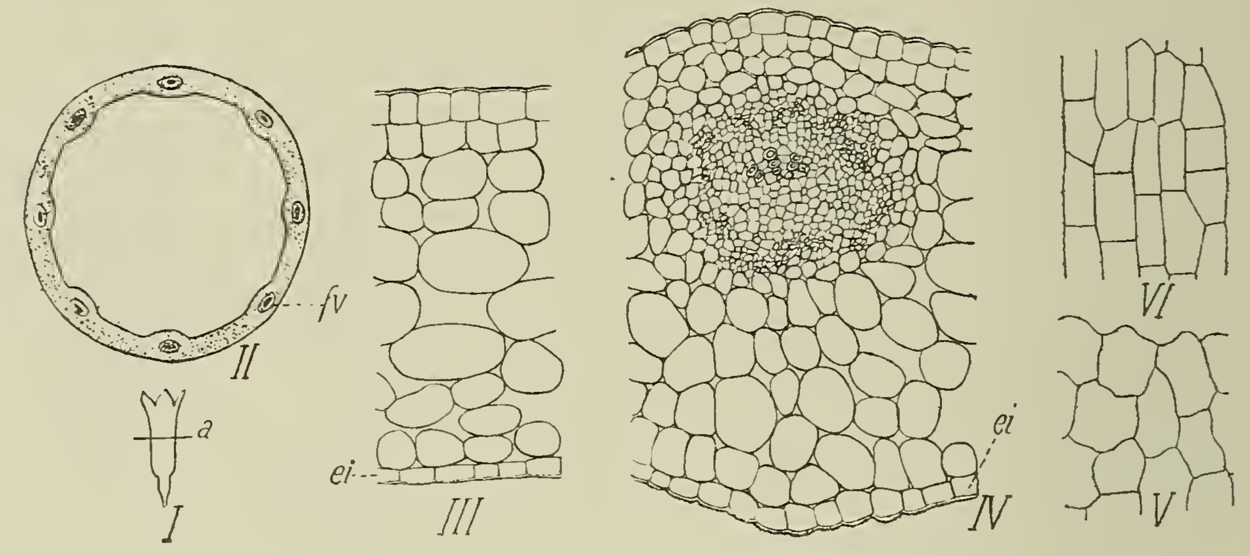


Fig. 114.

Limbe du périanthe de la fleur de l'*Elaeagnus pungens* — I, cette fleur; II, section transv. du limbe au niveau a de I; fv, faisceau vasculaire; III et IV, section transv. du limbe entre les nervures et en face des nervures; gr. 60; V, épiderme externe; VI, épiderme interne.

interne et fortement bombées vers l'extérieur; le mésophylle est composé de 8—9 assises de cellules arrondies d'autant plus volumineuses qu'elles occupent une position plus centrale. Les essences, beaucoup moins abondantes que dans les lobes, se rencontrent çà et là dans les cellules de l'épiderme interne et du mésophylle.

Chez *E. umbellata*, la structure est très voisine de la précédente, mais le mésophylle contient beaucoup de cristaux d'oxalate de calcium: tablettes losangiques, prismes étroits et allongés, octaèdres, etc.

Chez *E. hortensis*, on retrouve la plupart des caractères spéciaux déjà signalés pour les lobes: ornements de la cuticule, différenciation du parenchyme mésophyllien; toutefois, cette différenciation est ici beaucoup moins accentuée que dans les lobes.

Tube du périanthe. Chez *E. pungens* (fig. 115), l'épiderme externe du tube du périgone seul porte des poils et des stomates. En section transversale: les cellules épidermiques ont sensiblement la même hauteur; le mésophylle de structure centrique est épais d'une douzaine de cellules arrondies; les assises sous-épidermiques présentent des cloisonnements tangentiels, mais ces cloisonnements sont particulièrement nombreux dans l'assise sous-épidermique la plus interne; l'ensemble de la section (II) offre 8 faisceaux vasculaires à bois central comme dans le limbe du périgone; les tubes criblés forment de petits îlots à la périphérie des faisceaux vasculaires et sont séparés du bois par un parenchyme très épais, à éléments allongés parallèlement à l'axe floral.

Chez *E. hortensis*, a) les cloisonnements sous-épidermiques (fig. 116) sont beaucoup plus nombreux que dans *E. pungens* et

constituent du côté interne un tissu épais de 4—5 assises de cellules parallélipipédiques allongées radialement, et se distinguant par-

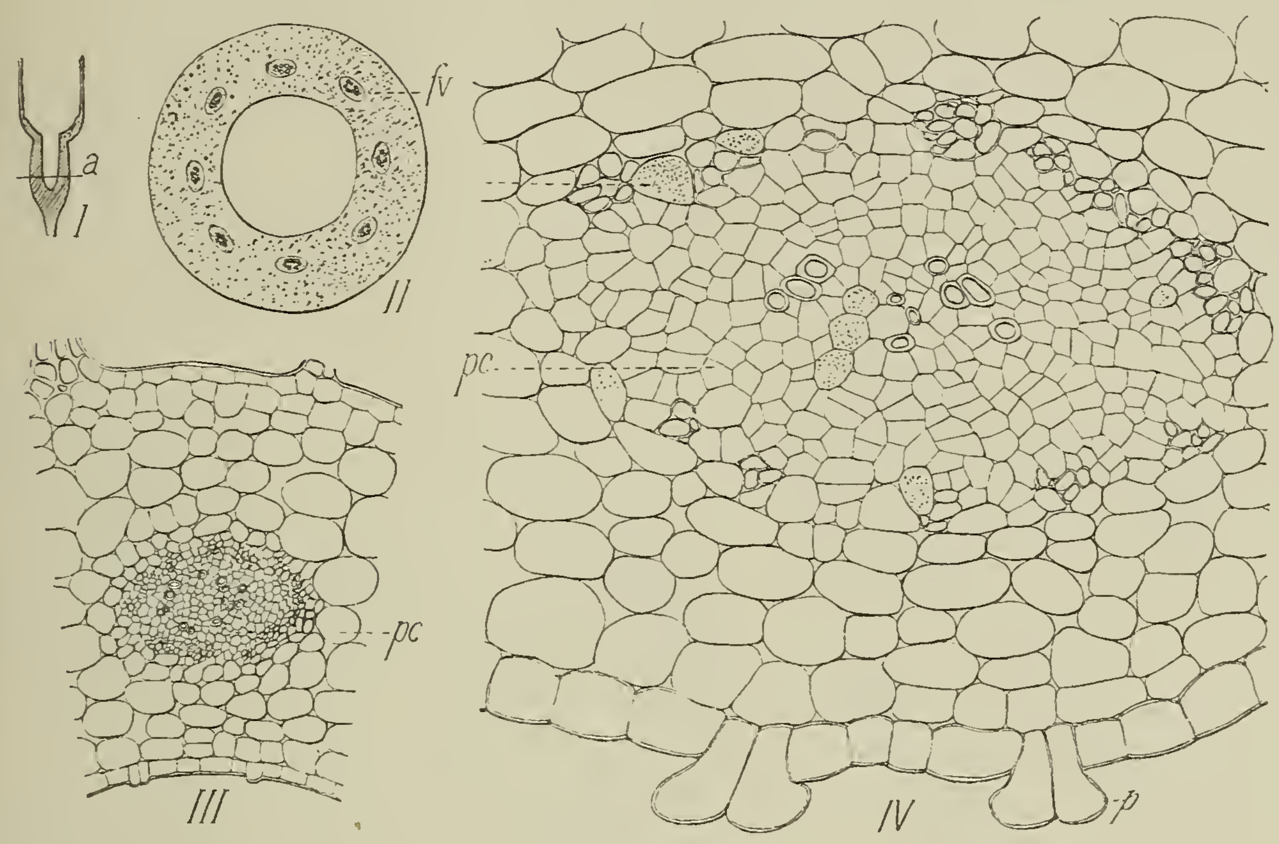


Fig. 115.

Tube du périanthe de la fleur de l'*Elaeagnus pungens* — I, section longit. (schéma); II, section transversale (schéma); III, portion grossie de II; gr. 40; IV, un stade du développement plus avancé qu'en III (cloisonnements dans la région pc, laquelle formera plus tard des fibres); p, poils.

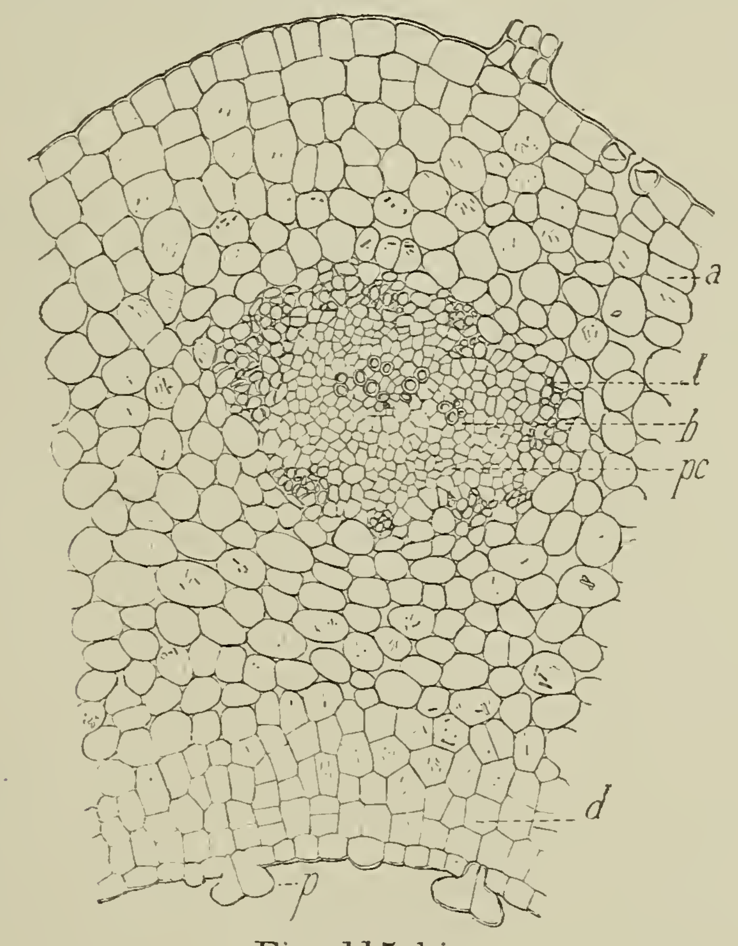


Fig. 115 bis.

Développement de l'induvie chez *Elaeagnus hortensis*; gr. 40 — a et d, cloisonnements des cellules sous-épidermiques internes et externes; p, poils; pc, parenchyme qui donnera naissance aux fibres des nervures du noyau;

faitement du reste du mésophylle, soit par la forme de ses cellules et leur disposition, soit par leur contenu incolore qui tranche sur la teinte verte du parenchyme plus externe — ce sont ces

cellules qui constitueront la plus grande partie du noyau de la fausse drupe; b) les cristaux d'oxalate de calcium (octaèdres, aiguilles prismatiques, tablettes mâclées, sable, etc.) abondent dans toute l'épaisseur du mésophylle; il existe même un peu de sable dans les épidermes; c) l'épiderme interne présente déjà l'ébauche des poils qui formeront plus tard un feutrage à l'intérieur du noyau; d) les nervures sont plus rapprochées de la face externe que de la face interne et font saillie vers l'extérieur; e) le mésophylle est épais de 14—16 assises de cellules.

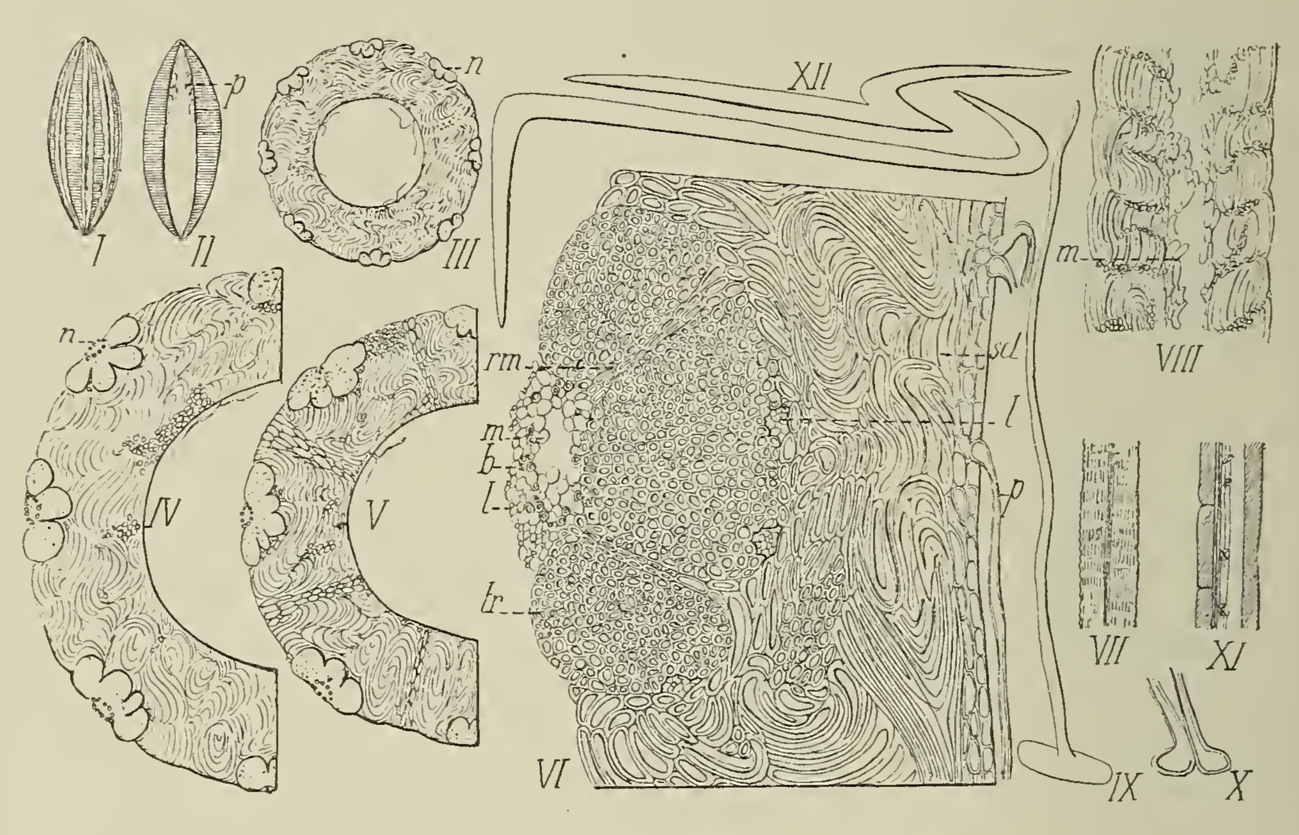


Fig. 116.

Noyau de l'induvie de l'*Elaeagnus hortensis* — I, noyau; II, section longit. du noyau; p, poil; III, section transv. du noyau dans sa région moyenne; IV, portion grossie de III; V, section transv. du noyau vers sa base (schéma); VI, une portion de IV au grossissement 20; rm, rayon médullaire; b, vaisseaux du bois; l, liber; m, moelle; tr, trachéo-fibres; scl. cellules scléreuses; p, poils; VII, une côte du noyau; VIII, section longitudinale de cette côte; IX, un poil simple; X, un poil bicellulaire.

Chez *E. umbellata*, les cloisonnements sous-épidermiques sont un peu moins nombreux que dans *E. hortensis*. Il existe aussi des poils sur l'épiderme interne et quelques aiguilles d'oxalate de calcium dans le mésophylle, mais on ne remarque jamais ni octaèdres, ni tablettes.

Développement du faux-fruit: Induvie. Ce fruit, comme nous le savons, résulte du développement du tube du périanthe et constitue une fausse drupe. Il est arrondi, ellipsoïde ou même pyriforme et demeure parfois coiffé jusqu'à sa maturité du reste desséché du périgone; sa chair est généralement rougeâtre, de saveur douce ou acidulée; son noyau, de forme elliptique, est: a) membraneux (cas le plus fréquent), parcouru par 8 côtes saillantes longitudinales et garni à son intérieur d'un feutrage de poils bicellulaires; b) dur, scléreux, épais, également parcouru par huit côtes saillantes ou non et ne présentant que quelques poils à l'intérieur (*E. argentea, E. hortensis*); c) résistant, à côtes très saillantes et

très rapprochées, mais non très épais et présentant des caractères intermédiaires entre les formes précédentes (*E. umbellata*).

Nous donnerons ci-après une étude plus complète du noyau; auparavant, recherchons comment la structure primitive du tube du périgone se modifie pour constituer les différentes parties du fruit.

Pendant le développement de l'induvie: 1° les cellules épidermiques se cloisonnent activement et conservent un contour polygonal rectiligne; cependant, à l'approche de la maturité, elles cessent de se multiplier et sont étirées tangentiellement, de sorte qu'elles diminuent de hauteur; les poils de l'épiderme externe tombent le plus souvent; toutefois chez quelques espèces, le fruit peut demeurer velu (*E. argentea*); sur l'épiderme interne naissent et se développent des poils très simples composés de deux cellules très allongées; 2° les cellules des 2 ou 3 assises sous-jacentes à l'épiderme externe prennent des parois collenchymateuses, s'allongent tangentiellement et donnent de la fermeté à la partie extérieure du fruit; 3° les cellules extérieures à la ligne qui envelopperait les faisceaux vasculaires, s'arrondissent, se séparent les unes des autres par gélification des cloisons mitoyennes, deviennent utriculaires, s'allongent perpendiculairement aux épidermes et se remplissent de produits spéciaux: glucose succédant au tannin, acide malique, etc., tandis que s'organisent des chromoleucites en forme d'aiguilles prismatiques ou de tablettes rectangulaires, présentant les réactions de la carotine. Ces chromoleucites proviennent de leucites incolores ou verdâtres, au sein desquels ils prennent naissance sous forme de bâtonnets plus ou moins allongés et de couleur rouge. Il se forme généralement un cristalloïde par leucite, mais en certains cas, il s'en produit plusieurs; quant à la substance fondamentale du leucite, elle a le plus souvent totalement disparu lorsque le fruit a atteint sa complète maturité; 4° dans la zone située à l'intérieur de la précédente, les cellules épaississent leurs membranes, se remplissent de substances tanniques et constituent le noyau; celui-ci est dur et épais lorsque les cellules du mésophylle s'allongent en fibres s'enchevêtrant en tous sens; il demeure au contraire membraneux lorsque ses éléments ne font qu'épaissir moyennement leurs parois sans changer sensiblement leur forme primitive; 5° dans les faisceaux vasculaires, entre le bois et le liber, s'établit une assise cambiale circulaire donnant quelques cloisonnements centripètes pour un grand nombre de cloisonnements centrifuges. Les tissus secondaires ainsi formés conservent longtemps des parois minces (l'allongement du fruit demeure ainsi possible) pendant que le métaxylème et le métaphloème différencient encore quelques vaisseaux; enfin, lorsque le fruit a acquis plus des trois quarts de sa grosseur définitive, les tissus correspondant au bois épaississent leurs parois et finissent par constituer un massif compact de fibres et de trachéofibres, parcouru par un très petit nombre de rayons médullaires aux cellules scléreuses; ces formations ligneuses sont toujours très importantes du côté interne du faisceau vasculaire, mais

elles peuvent faire défaut ou n'être représentées que par quelques fibres au dos des nervures. Quant au péricycle, il est assez peu développé et mal délimité; il présente ou non des fibres, et, dans certaines espèces, il comprend de grosses cellules à parois collenchymateuses, offrant de larges ponctuations arrondies, légèrement aréolées.

Le Noyau. Nous savons qu'il existe des noyaux épais et scléreux et des noyaux membraneux à côtes plus ou moins fortes et espacées; nous étudierons successivement ces différentes formes.

1º Noyaux épais et scléreux. A cette catégorie appartiennent les noyaux de l'*E. hortensis* et de l'*E. argentea*. Ces noyaux présentent des différences de structure notables et nous les décrirons dans l'une et l'autre de ces espèces:

α) Noyau de l'*Elaeagnus hortensis* ssp. *angustifolia α typica*. Ce noyau (fig. 116) a la forme d'un ellipsoïde doublement aigu (I—II); il est extérieurement de couleur brunâtre et présente huit côtes longitudinales plates, peu saillantes, sinueuses sur les côtés, parcourues en leur milieu par un léger sillon noirâtre et constituées par les 8 nervures du périanthe; à l'intérieur, il est aussi brunâtre, bosselé, rugueux, d'apparence glabre bien qu'il porte quelques poils bicellulaires filamenteux. Au moment de la germination, il s'ouvre par 8 fentes longitudinales intercostales s'avançant jusqu'au tiers de sa longueur. Nous avons étudié sa structure dans sa région moyenne et vers son extrémité radiculaire, là où se produisent les fentes de déhiscence.

Dans la région moyenne (III—IV), la substance fondamentale du noyau est formée dans toutes ses parties de faisceaux de fibres recourbées, bouclées et enchevêtrées les unes dans les autres en tous sens; cependant la direction générale de ces fibres est transversale, c'est-à-dire perpendiculaire à celle des côtes.

Au voisinage de l'extrémité radiculaire (V), la texture n'est plus aussi homogène, car il se produit entre les nervures des lignes de moindre résistance, déterminées par la présence de cellules scléreuses subarrondies ou par de courtes fibres rectilignes à direction radiale ou longitudina'e; entre ces lignes, le noyau est formé de cellules fortement enlacées les unes aux autres. Cette structure nous permettra de comprendre facilement le mécanisme de la déhiscence quand nous aurons étudié les nervures.

Les fibres constituant la substance fondamentale du noyau (XII) ont des parois cellulosiques assez épaisses, percées de petites ponctuations simples et renferment des produits brunâtres tannoïdes; les cloisons mitoyennes qui leur sont interposées sont mucilagineuses, de nature pectique et gonflent beaucoup en se ramollissant sous l'action de l'eau tiède. Les noyaux sont donc très durs quand ils sont secs, et flexibles quand ils sont bien imbibés d'eau, comme pendant la germination.

En section transversale (VI), les côtes ou nervures présentent: 1º un anneau de bois primaire formé de vaisseaux anne'és, spiralés, entourant une moelle lacuneuse à cellules scléreuses et chargées de substances tannoïdes brunâtres; 2º un anneau de bois secondaire com-

posé de trachéo-fibres et de fibres aux parois lignifiées; cet anneau est coupé par 1—3 rayons médullaires formés de 2—3 rangées de cellules scléreuses renfermant des produits bruns; il est très épais du côté interne tandis qu'il est mince et se ferme à peine du côté externe.

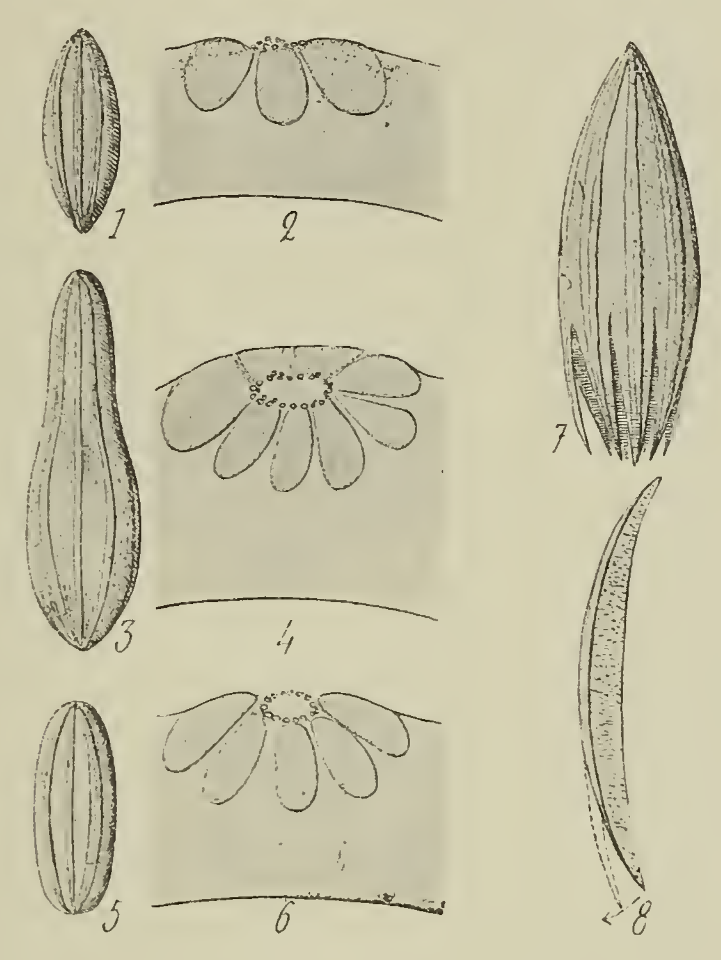


Fig. 117.

Noyaux de l'induvie de l'*Elaeagnus hortensis* — 1, *E. hortensis* ssp. *angustifolia*; 3, *E. hort.* ssp. *orientalis*; 5, *E. hort.* ssp. *littoralis*; 2, 4, 6, sections transversales des nervures des noyaux correspondants; 1, 3, 5, 7, déhiscence du noyau; 8, figure pour expliquer le phénomène de la déhiscence.

Les fibres et les trachéo-fibres du bois secondaire sont recourbées, ondulées et s'enlacent les unes aux autres de façon à constituer une chaîne solide; ce sont leurs ondulations qui donnent un aspect sinueux aux bords de la côte; 3⁰ un liber disloqué réparti tout autour du bois et dont le plus grand lambeau remplit une dépression située au dos de la nervure. Cette dépression constitue le sillon noirâtre que nous avons signalé. Le péricycle est tout à fait indistinct.

L'épiderme interne du noyau est formé de cellules subrectangulaires, collenchymateuses, allongées parallèlement à la plus grande dimension du noyau; ainsi que nous le savons, cet épiderme est dépourvu de stomates et porte, çà et là, quelques poils bicellulaires (fig. 116, X) ou même unicellulaires (IX), longs de 1 à 5 mm; ces poils unicellulaires ne se retrouvent dans aucune autre espèce de la famille des Eléagnacées.

Déhiscence du noyau. Nous savons que les fibres constituant la substance fondamentale du noyau ont une direction générale perpendiculaire aux côtés et sont séparées les unes des autres par une substance mucilagineuse. Pendant la germination, cette dernière substance, sous l'action de l'humidité, se gonfle en même temps que les fibres se dilatent suivant leur diamètre. Les méridiens de la surface interne (fig. 117, *7—8*) du noyau tendent

donc à s'allonger pendant que la surface externe, fortement maintenue par les nervures longitudinales, demeure sans extension, et l'on comprend aisément comment l'antagonisme de ces deux forces arrive à déterminer la rupture du noyau suivant les lignes de moindre résistance que nous avons signalées.

Variations dans la forme et la structure du noyau. Si les caractères morphologiques et anatomiques du noyau peuvent servir à déterminer avec une grande précision certaines espèces d'*Elaeagnus* (*E. hortensis, E. argentea, E. longipes, E. conferta*, etc.), ils peuvent aussi dans certains cas être employés pour reconnaître les sous-espèces ou même les variétés. Ainsi, dans *E. hortensis*, le noyau (fig. 117, *1—6*) présente les variations suivantes: 1° Dans ssp. *angustifolia* α *typica*, le noyau (long. 12—15 mm), est ellipsoïde, doublement aigu; le bois secondaire de la nervure est coupé par un petit nombre de rayons médullaires parfois larges de 3—4 cellules et il est très peu important au dos de la nervure. 2° Dans ssp. *angustifolia* β *orientalis* (spécimen provenant du Jardin botanique de Madrid), le noyau est très allongé (long. 22—26 mm), oblong, renflé à l'extrémité correspondant à la radicule de l'embryon et atténué à l'extrémité opposée; le bois secondaire de la nervure est traversé par de nombreux rayons médullaires fort étroits et forme un anneau complet très épais du côté externe. 3° Dans ssp. *littoralis*, la forme générale du noyau (long. 15—18 mm) est plutôt cylindrique; le bois secondaire de la nervure est traversé par de nombreux rayons médullaires, larges de 3—4 cellules et n'existe pas au dos de la nervure; celle-ci est donc moins forte que dans les deux formes précédentes.

β) Noyau de l'*Elaeagnus argentea* (matériaux provenant du Jardin bot. de Stockolm). — Ce noyau (fig. 118), très dur et épais, a la forme d'une toupie (I, II); il est parcouru par 8 sillons longitudinaux noirâtres, très étroits, au fond desquels sont les nervures; cette disposition est unique chez les *Elaeagnus*, car partout ailleurs les nervures forment des côtes plus ou moins saillantes à la surface du noyau. Les cellules scléreuses qui constituent la substance fondamentale du noyau ne sont pas nettement allongées en fibres comme dans *E. hortensis*: elles demeurent beaucoup plus courtes; mais, en s'enchevêtrant elles arrivent néanmoins à constituer un ensemble solide, sauf vers la base où il se constitue 8 lignes de moindre résistance par le même processus que dans l'espèce précédemment étudiée. La structure générale des nervures est la même que dans *E. hortensis* et la déhiscence du noyau s'effectue d'une façon identique dans ces deux espèces. Vers sa base et à l'intérieur, le noyau (II) est couvert de poils étoilés et présente un liège d'origine épidermique; ces formations protègent la radicule de l'embryon et peuvent s'expliquer par l'influence du climat froid auquel est soumis cette espèce originaire du nord de l'Amérique.

Enfin, vers le haut, l'épiderme interne porte des poils bicellulaires plus nombreux et plus allongés que dans *E. hortensis*; leur longueur peut atteindre 1,5 cm; c'est-à-dire qu'ils sont souvent plus longs que le noyau lui-même. Ces poils, comme tous ceux

que l'on observe à l'intérieur des noyaux des *Elaeagnus*, ont pour origine des cellules épidermiques faisant d'abord saillie au-dessus du reste de l'épiderme et se divisant ensuite en deux segments égaux par une cloison perpendiculaire à leur surface externe.

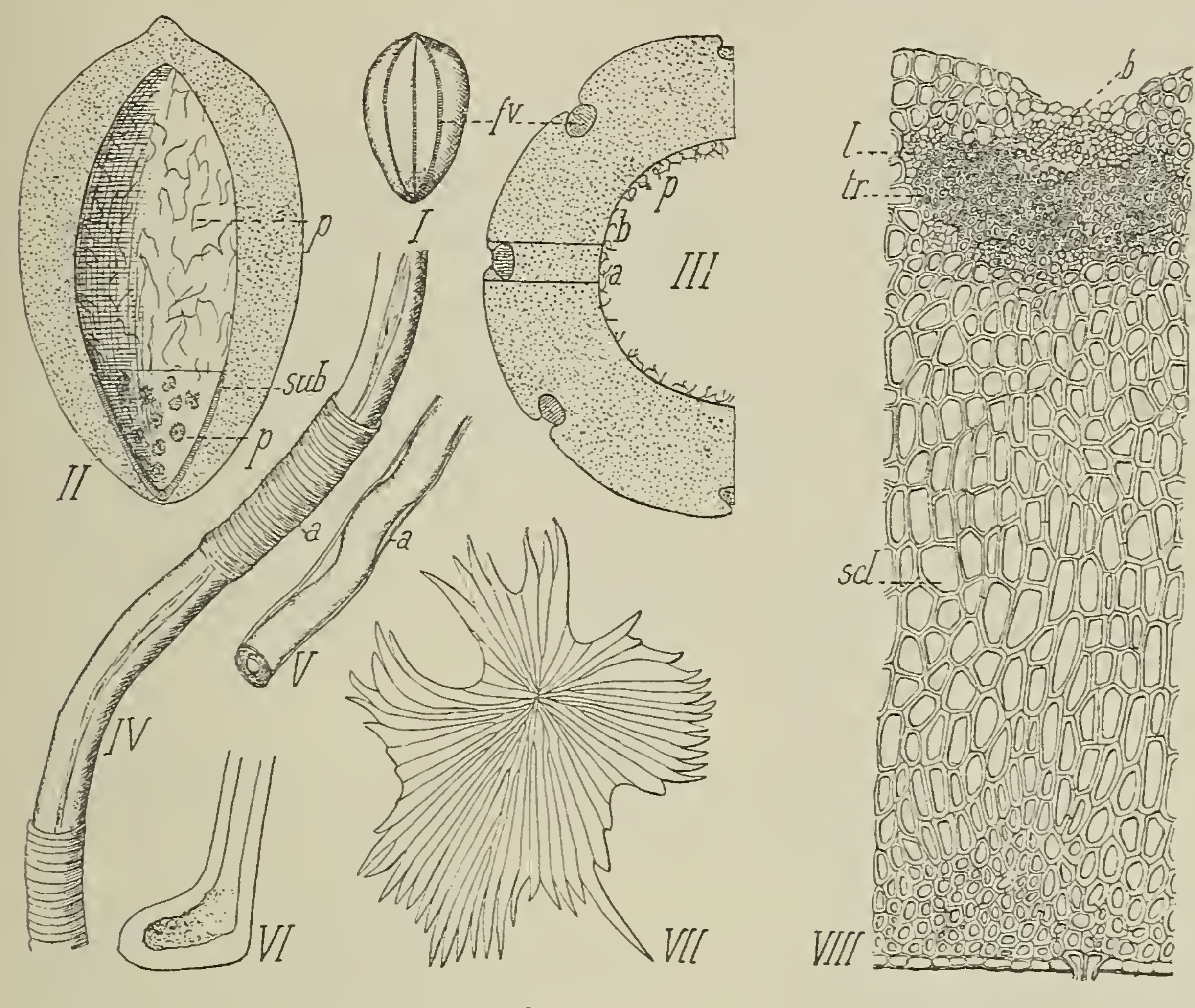


Fig. 118.

Noyau de l'induvie de l'*Elaeagnus argentea* — I, ce noyau; II, section longit. du noyau; sub. liège; p. poils; III, section transversale du noyau; fv, faisceau vasculaire; IV, un poil dont la couche pecto-cellulosique externe s'est rassemblée en bourrelets à la suite d'une friction; V, une portion de ce poil, montrant cette couche détachée après ébullition; VI, base d'un poil; VII, poil écailleux de la base du noyau; VIII, une portion de III (entre a et b), vue au grossissement 50 (lettres comme précédemment).

A la maturité du fruit, ils sont pleins d'air et contiennent parfois vers leur base quelques produits bruns. Leurs parois (IV—V), d'épaisseur assez régulière, sont constituées par deux couches concentriques de différente nature: l'une interne, épaisse et cellulosique; l'autre externe, mince et de nature pectique, se colorant d'une façon intense par le rouge de ruthénium ou le bleu de méthylène, et se détachant avec la plus grande facilité de la première lorsqu'elle est bien gonflée par l'eau. Cette dernière propriété permet d'expliquer la présence des manchons froncés que l'on observe souvent sur les poils provenant de matériaux bouillis. En effet, lorsqu'on arrache le poil du feutrage dont il fait partie, la couche pectique peut être rompue par les frottements qui s'exercent autour du poil et être râclée sur une certaine longueur, mettant ainsi à nu le filament axial, et s'accumulant par places où elle forme les manchons observés. Mais quelle peut être l'utilité de cette substance pectique? Comme elle s'imbibe facilement d'eau, nous supposons qu'elle contribue à entretenir une humidité constante autour de la graine en germination.

2° Noyaux membraneux à côtes fines et très espacées. La plupart des espèces d'*Elaeagnus* ont des noyaux membraneux soutenus par des côtes fines et très espacées les unes des autres. Prenons comme type celui de l'*E. pungens* ssp. *reflexa* (fig. 119).

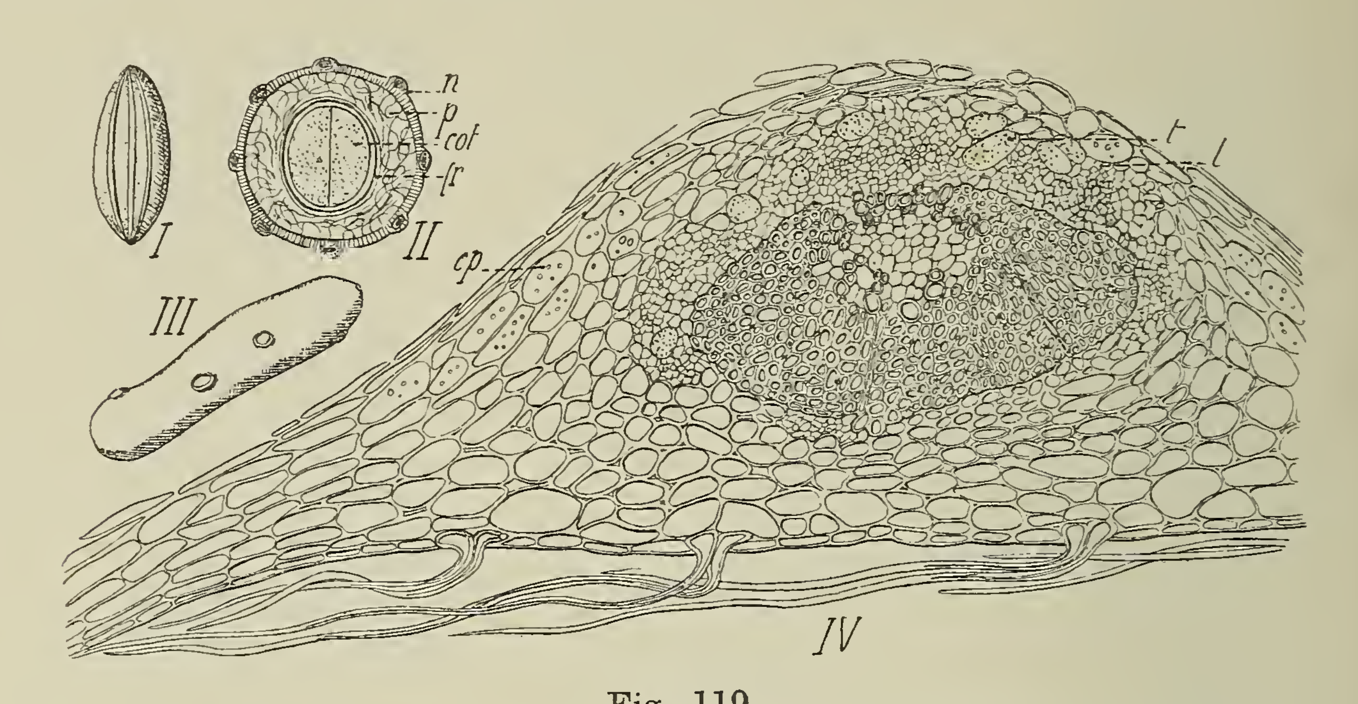


Fig. 119.
Noyau de l'induvie de l'*Elaeagnus pungens* — I, ce noyau; II, section transversale; n, nervure; p, poils; fr, fruit (pellucide); cot, cotylédons de l'embryon; III, cellule à grosses ponctuations subaréolées de la région cp de IV; IV, coupe du noyau membraneux; gr. 40.

Ce noyau (I—II) est cylindrico-ellipsoïde, membraneux, parcouru par 8 faibles côtes longitudinales, laissant entre elles des intervalles de deux à trois fois plus larges qu'elles-mêmes. Dans sa partie mince, le noyau comprend de 3 à 4 assises de cellules y compris l'épiderme interne, lequel est abondamment pourvu de poils bicellulaires et filamenteux; ces cellules sont très aplaties tangentiellement et à parois cellulosiques subcollenchymateuses. Les nervures (IV) ont la même structure générale que dans les types précédemment décrits; mais elles sont plus saillantes, ont un liber moins disloqué, des rayons médullaires plus étroits (larges d'une seule rangée de cellules scléreuses dans le bois, où ils sont peu distincts) et un péricycle pourvu de quelques fibres intercalées entre de grosses cellules collenchymateuses, à ponctuations arrondies et faiblement aréolées. Les sous-espèces de l'*E. pungens* ont des noyaux dont la forme générale et la structure peuvent présenter de légères différences; ainsi, le noyau de l'*E. pungens* ssp. *Simoni*, comparé à celui que nous venons de décrire, est moins cylindrique, plus aigu à ses extrémités, plus mince et ne présente pas de fibres dans le péricycle de ses nervures, etc.

Au type qui vient d'être décrit peuvent être rattachés les noyaux des espèces suivantes: *E. triflora*, *E. glabra* (pas de fibres péricycliques; nervures séparées de l'épiderme interne par 6—10 assises de cellules) — *E. lanceolata*, *E. kologa*, *E. latifolia*, etc. (pas de fibres péricycliques, mais nervures séparées de l'épiderme interne par 3—4 assises de cellules) — *E. ferruginea* (nombreuses fibres dans le péricycle des nervures), etc.

3⁰ Noyaux membraneux à côtes très fortes et presque contiguës. Ces noyaux (fig. 120) caractérisent deux espèces: *E. conferta* et *E. multiflora.* Dans la première espèce (I—II), le noyau est ellipsoïde, de forme régulière et d'une longueur de 20 à 30 mm; le bois secondaire des nervures est très développé même du côté externe, et il existe de nombreuses fibres péricycliques; ces nervures sont séparées de l'épiderme interne par 5—8 rangées de cellules isodiamétriques ou allongées tangentiellement, et à parois collenchymateuses ou parfois sclérifiées. Dans la deuxième espèce (III—IV), le noyau est pyriforme, atténué à sa base et d'une longueur de 10 à 13 mm; le bois secondaire ne se forme pas ou demeure très faible au dos des nervures, lesquelles sont séparées de l'épiderme interne par 4—5 rangées de cellules allongées radialement; il existe aussi des fibres péricycliques.

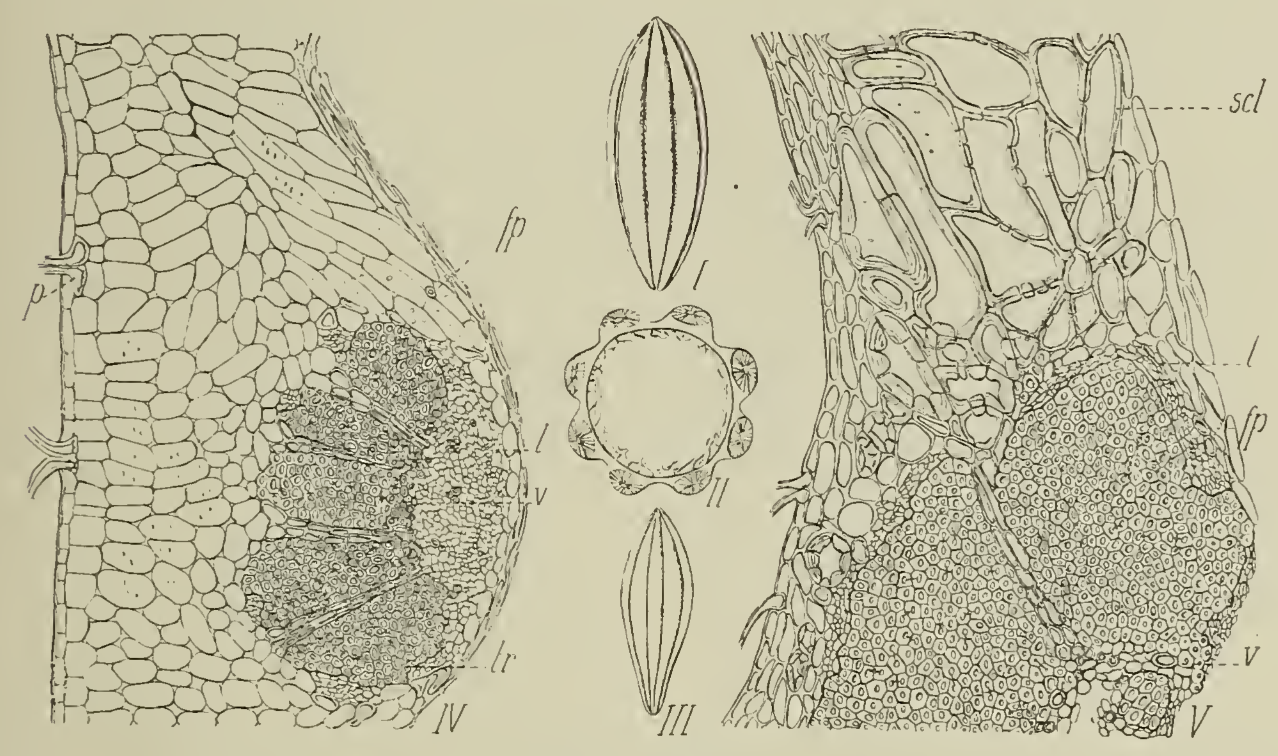


Fig. 120.

Noyaux de l'induvie des *Elaeagnus* — I, noyau de l'*E. conferta*; II, section transv. de ce noyau; III, noyau de l'*E. multiflora*; IV, section transversale de III; gr. 40; V, section transversale du noyau de l'*E. umbellata* ssp. *magna*; gr. 20; scl, cellules sclérеuses; fp, fibres péricycliques; vaisseaux du bois; l, liber.

4⁰ Noyaux de structure intermédiaire entre les deux types précédents. Le noyau de l'*E. umbellata* a des côtes qui, sans être contiguës comme dans *E. conferta,* sont assez rapprochées les unes des autres (intervalles d'une largeur à peu près égale à celle des côtes) et constituent une solide armature. La fermeté de ce noyau est encore accrue dans certaines sous-espèces (*E. umbellata* ssp. *magna*) par la présence de grosses cellules scléreuses dans sa substance fondamentale (V).

En résumé, les caractères anatomiques issus de la fleur et du fruit induvié permettent de déterminer les genres et un certain nombre d'espèces et même de sous-espèces de la famille des Eléagnacées. Nous donnons ci-après des tableaux analytiques où se trouvent condensés les résultats les plus importants de notre étude sur la fleur et le fruit induvié.

Anatomie comparée de la fleur.

- Fleurs dioïques. Style plein non canaliculé dans sa partie supérieure, non stomatique; faisceau vasculaire du filet et du connectif de l'anthère avec ou sans vaisseaux ligneux différenciés; face interne des lobes du périanthe non pourvue de papilles
  - Périanthe à deux divisions, ne portant pas de stomates sur les lobes; partie tubuleuse du périanthe de la fleur femelle parcourue par 6 faisceaux libéro-ligneux; pas de glandes nectarifères saillantes; régions nectarifères dépourvues de stomates; stigmate en forme de lame dressée papilleuse; anthères basifixes, subsessiles, avec de nombreux stomates sur le connectif; faisceau vasculaire de l'anthère formé jusqu'à mi-hauteur du connectif de vaisseaux ligneux entourés par le liber, mais sans vaisseaux ligneux différenciés au-dessus de ce niveau — **Genre Hippophae.**
  - Périanthe à 4 divisions et toujours pourvu de stomates sur les lobes; partie tubuleuse du périanthe de la fleur femelle parcourue par 8 faisceaux libéro-ligneux; 8 glandes nectarifères très saillantes, au nombre de 2 à la base de chaque lobe et portant des stomates; stigmate très court faisant un angle droit avec le style; anthères dorsifixes sans stomates sur le connectif et sans vaisseaux ligneux différenciés; système vasculaire de l'anthère s'étendant seulement de l'insertion du filet au sommet de l'anthère, et par conséquent absent dans la moitié inférieure du connectif: **Genre Shepherdia**
    - Fleurs tomenteuses, recouvertes extérieurement de nombreux poils fasciculés longuement pédonculés; pédicelle floral dépourvu de fibres péricycliques; bois des faisceaux libéro-ligneux (fleur femelle) entouré par le liber; stomates sur la face externe du périanthe (fleur femelle); nombreux stomates sur la face interne des lobes; faisceaux libéro-ligneux des lobes ramifiés latéralement; staminodes entre les nectaires de la fleur femelle; stomates des nectaires longs de 28 μ; pollen trigone, diamètre 50 μ. . . *Sh. rotundifolia* Parr
    - Fleurs non tomenteuses, recouvertes de poils écailleux argentés ou rougeâtres; pédicelle floral pourvu de fibres péricycliques; bois des faisceaux libéro-ligneux du périanthe (fleur femelle), non entouré par le liber (liber externe); pas de stomates sur la face interne des lobes; faisceaux libéro-ligneux des lobes non ramifiés
      - Poils rougeâtres; épiderme externe du périanthe (fleur femelle) stomatique; pollen ellipsoïde à pores peu saillants, long. du grand axe: 50 μ, du petit axe: 35—37 μ; stomates des nectaires, longs de 28—29 μ; staminodes peu fréquents; pas de cellules scléreuses dans l'écorce du pédoncule floral *Sh. canadensis* Nutta
      - Poils argentés; épiderme externe du périanthe (fleur femelle) non stomatique; pollen trigone à pores très saillants, d'un diamètre de 50 μ; stomates des nectaires longs de 38—40 μ; staminodes fréquents, intercalés entre les nectaires; cellules scléreuses dans le parenchyme cortical du pédoncule floral . . . . . . *Sh. argentea* Nuttal
- Fleurs hermaphrodites. Style canaliculé, stomatique; canal stylaire s'ouvrant vers le haut entre les papilles stigmatiques; face interne des lobes du périanthe pourvue de papilles; faisceau vasculaire du filet et du connectif des anthères sans bois différencié et ne pénétrant pas dans la région du connectif située au-dessous de l'insertion du filet: **Genre Elaeagnus**
  - Disque nectarifère s'élevant en tronc de cône au centre de la fleur, stomatique, contenant de nombreux cristaux d'oxalate de calcium dans les cellules sous-épidermiques externes (octaèdres, prismes droits, tablettes, aiguilles); lobes du périanthe fortement épaissis le long des 3 nervures longitudinales qui les parcourent, de sorte que ces nervures sont très saillantes surtout du côté interne; mésophylle des lobes à structure bifaciale avec 2 rangées de cellules palissadiques du côté interne; cellules épidermiques des anthères, étroites, et hautes au voisinage des lignes de déhiscence . . . . *E. hortensis* M. B.
  - Disque épaississant la base du limbe du périanthe, non saillant au centre de la fleur, sans dépôts cristallins ou avec quelques aiguilles d'oxalate de calcium; nervures des lobes non saillantes; mésophylle des lobes à structure centrique homogène ne comprenant que des cellules arrondies; cellules épidermiques des anthères toujours très aplaties
    - Epidermes interne et externe des lobes du périanthe à cellules sinueuses, longues de 60—70 μ; pas de stomates sur la face externe des lobes . *E. pungens* Thbg.
    - Epiderme interne des lobes à cellules sinueuses; épiderme externe à cellules recticurvilignes et présentant de nombreux stomates
      - Pédicelle floral s'allongeant beaucoup pendant la maturation du fruit; moelle à cellules arrondiés et scléreuses . . . *E. multiflora* Thbg.
      - Pédicelle floral s'allongeant peu pendant la maturation du fruit; moelle avec cellules à parois minces . . . . *E. umbellata* Thbg.

Morphologie et Anatomie comparées du fruit (faux-fruit) des Eléagnacées.

t provenant de l'accroissement du tube du périanthe (partie entourant l'ovaire), le ste de la fleur tombant après s'être desséché (fleurs hermaphrodites), drupacé, à noyau embraneux ou scléreux, parcouru par 8 nervures longitudinales et portant à l'intérieur s poils bicellulaires d'autant plus nombreux que le noyau est moins résistant; épiderme pédoncule stomatique; cellules de la pulpe du fruit ne contenant pas de quercitrine — Genre Elaeagnus.

t formé par tout le périanthe de fleur femelle (fl. dioïques) tièrement charnu, glabre à l'in- ieur; épiderme du pédoncule, matique ou non; cellules de la lpe contenant de la quercitrine ucoside)
- Fruit surmonté par 2 lobes minuscules englobant entièrement le style et le stigmate du pistil, et parcouru par 6 faisceaux vasculaires . . . . . — Genre Hippophae.
- Fruit surmonté par 4 lobes bien distincts à la base de chacun desquels se trouvent 2 glandes desséchées abondamment recouvertes de poils fasciculés et livrant passage à l'extrémité du style; fruit traversé par huit faisceaux vasculaires — Genre Shepherdia.

atomie comparée des fruits (faux-fruits) du genre Shepherdia.

ts tomenteux recouverts de poils fasciculés longuement pédonculés; pédoncule dé- urvu de fibres péricycliques; cellules de l'épiderme interne de l'induvie sensiblement odiamétriques comme celles de l'épiderme externe; celui-ci stomatique; faisceaux sculaires dont le liber entoure le bois (région de la pulpe) . . . . — *Sh. rotundifolia* Parry

its non tomenteux, portant çà là quelques poils écailleux quand sont mûrs; de nombreuses fibres ricycliques dans le pédoncule; llules de l'épiderme interne de nduvie allongées perpendiculaire- ent à l'axe du fruit; cellules de piderme externe sensiblement odiamétriques; épiderme externe omatique ou non; faisceaux vas- laires dont le bois n'est pas mplètement entouré par le liber ber dorsal et latéral)
- Pédoncule long d'un millimètre à peine, dépourvu de cellules scléreuses dans son écorce; fruit recouvert de quelques écailles ferrugineuses; pas de bandes cutinisées entre les parois des cellules les plus extérieures de la pulpe; épiderme externe stomatique; fruit rouge corallin . . . . — *Sh. canadensis* Nutt.
- Pédoncule long de 1,5—2 mm, pourvu de grosses cellules scléreuses dans l'écorce; fruit présentant quelques écailles argentées; cellules les plus extérieures de la pulpe à bandes cutinisées formant un réseau intercellulaire; épiderme externe non stomatique; fruit rouge orangé . . . . — *Sh. argentea* Nutt.

Anatomie comparée de quelques fruits du genre Elaeagnus

- Noyau de la drupe très épais et très dur, formé par des fibres entrelacées; chair farineuse quand elle est sèche
  - Noyau en forme de toupie, parcouru extérieurement par 5 sillons étroits, linéaires, au fond desquels se trouvent les nervures du périanthe, portant à l'intérieur 1° vers le haut de nombreux poils bicellulaires formant un feutre; 2° vers sa base, au voisinage de la radicule de l'embryon, des poils écailleux et une couche de liège épidermique; trachéides des faisceaux ligneux presque rectilignes, non réunies en faisceaux sinueux . . . . *E. argentea* Pursh
  - Noyau ellipsoïde ou cylindrico-ellipsoïde, soutenu extérieurement par 8 côtes formées par les nervures du périanthe; face intérieure du noyau rugueuse, bosselée, presque glabre, portant çà et là quelques poils bicellulaires et ne présentant jamais de liège épidermique; trachéides des faisceaux ligneux très sinueuses . . . . *E. hortensis* M. B.
- Noyau membraneux soutenu par 8 côtes plus ou moins fortes et plus ou moins rapprochées entre elles
  - Côtes faibles, peu saillantes, de 2 à 3 fois moins larges que l'intervalle qui les sépare
    - Pédoncule sans fibres libériennes ou péricycliques
      - Fruits cylindrico-ellipsoïdes, très allongés: 18—20 mm, couverts de poils argentés; partie mince du noyau épaisse de 7—8 assises de cellules . . . . *E. macrophylla* Thbg.
      - Fruits ellipsoïdes, arrondis, rouges et de la grosseur d'une petite cerise quand ils sont mûrs, presque glabres et portant quelques écailles ferrugineuses vers leurs extrémités; partie mince du noyau épaisse de 3—5 assises de cellules . . . . *E. pungens* Thbg.
    - Pédoncule soutenu par un anneau de fibres péricycliques
      - Moelle du pédoncule formée de cellules à parois minces; base du fruit non atténuée et bien distincte du pédoncule
        - Pédoncule grêle, filiforme, toujours plus court que le fruit; fruit recouvert d'écailles d'un ferrugineux rougeâtre; noyau épais de 3—4 assises de cellules dans les parties les plus minces; bois secondaire des nervures interrompu sur la face externe; pas de fibres péricycliques autour de ces nervures . . . . *E. glabra* Thbg.
        - Pédoncule très rigide, soutenu par de nombreuses fibres péricycliques, parfois plus long que le fruit; fruit recouvert de poils écailleux jaunâtres; régions intercostales du noyau épaisses de 7—8 cellules; bois secondaire des nervures faisant un anneau complet . . . . . *E. triflora* Roxb.
      - Moelle du pédoncule formée de cellules arrondies, très scléreuses; base du fruit atténuée, se continuant sans démarcation nette avec le pédoncule . . . . *E. Gussoni* Gasp.
  - Côtes très fortes, très saillantes et contiguës
    - Noyau pyriforme ou plutôt claviforme, très atténué du côté du pédoncule, à partir de sa mi-longueur; long. 10—13 mm; nervures séparées de l'épiderme interne par 4—5 rangées de cellules allongées radialement (caractère très net); peu ou pas de trachéides et de fibres du côté externe des nervures; pédoncule plus long ou aussi long que le fruit (15—40 mm), renflé en massue du côté du fruit; moelle à cellules scléreuses, arrondies; région périmédullaire à parois minces . . . . *E. multiflora* Thbg.
    - Noyau ellipsoïde, de forme régulière ou légèrement atténué dans le quart inférieur, au voisinage du pédoncule; long. 20—30 mm; nervures séparées de l'épiderme interne par 5—8 rangées de cellules isodiamétriques ou allongées tangentiellement, à parois collenchymateuses, parcheminées ou parfois sclérifiées; bois secondaire bien développé au dos des nervures, de sorte que leur moelle occupe une situation presque centrale; pédoncule cylindrique plus court que le fruit; cellules médullaires à parois minces . *E. conferta* Roxb.
  - Côtes saillantes aussi larges ou un peu plus larges que l'intervalle qui les sépare; noyau dont la structure est intermédiaire entre *E. multiflora* et *E. pungens* . . . . *E. umbellata* Thbg
    (noyau plus ou moins ferme; les cellules situées entre les nervures sont, soit scléreuses (ssp. *magna*), soit collenchymateuses (autres sous-espèces); nervures entourées par de nombreuses fibres péricycliques du côté externe; pédoncule de longueur variable, souvent renflé en massue au voisinage du fruit, recouvert de poils argentés, renfermant quelques fibres péricycliques et libériennes; cellules médullaires à parois minces.)

VI. Ovule et Graine.

On sait que les fleurs des Eléagnacées sont généralement unicarpellées et uniovulées; toutefois, dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, il n'est pas rare de trouver 2 ovules par carpelle. L'ovule est anatrope, paraît inséré sur le réceptacle par un funicule très court et son plan de symétrie est perpendiculaire à celui du carpelle.

Nous étudierons en premier lieu l'ovule au moment de l'anthèse, puis nous suivrons le développement et l'évolution de chacune de ses parties.

I. Structure de l'ovule au moment de l'anthèse.

Prenons comme exemple l'ovule de l'*Hippophae rhamnoides*, auquel nous comparerons ensuite les ovules des *Shepherdia* et des *Elaeagnus*.

A. Ovule de l'Hippophae rhamnoides. L'ovule de l'*H. rhamnoides* est globuleux, porté par un funicule massif, très court et fortement étranglé à son point de jonction avec le raphé. Cet ovule, comme nous le savons, est fixé sur le plateau réceptaculaire et paraît de nature axile; aussi est-il intéressant de rechercher quelle est sa véritable insertion, car on sait quelle importance s'attache à l'étude de la placentation ovulaire depuis les travaux de Van Tieghem (104) sur cette question.

Insertion de l'ovule. — Nous avons donc pratiqué des coupes en série dans la partie supérieure du pédoncule floral et nous avons observé que les faisceaux libéro-ligneux de l'ovule se raccordaient à l'un ou à l'autre des bords carpellaires dans la masse du placenta qui empâte la base du carpelle au voisinage de la ligne de suture. Lorsqu'il n'y a qu'un ovule (fig. 122, IV), cas le plus fréquent, le placenta, qui fait saillie sur le fond réceptaculaire, paraît relié à un seul bord carpellaire et forme une large colline dirigée diamétralement à travers l'ovaire; si l'ovule est rattaché au bord de gauche, l'émergence placentaire se dirige à droite, et, réciproquement, elle se dirige à gauche si elle naît à droite; de sorte que l'ovule s'infléchit dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie du carpelle et vers la moitié du limbe carpellaire à laquelle il est relié. Mais lorsqu'il naît 2 ovules (fig. 122, V), la colline placentaire correspond aux deux bords marginaux et traverse l'ovaire, de la ligne de suture à la nervure médiane du carpelle: le mode d'inflexion de ces 2 ovules étant le même que précédemment, ils se trouvent par conséquent disposés raphé contre raphé.

Funicule. — En section transversale, le funicule présente un faisceau libéro-ligneux à bois central (v. annelés et spiralés) et à liber concentrique; cependant les îlots libériens sont plus nombreux et plus importants du côté externe, côté opposé à l'inflexion de l'ovule, et l'on peut déduire de ce fait que l'ovule est épinaste comme dans le genre *Elaeagnus* où la symétrie des

faisceaux libéro-ligneux est nettement bilatérale et ne laisse subsister aucun doute quant à l'orientation de l'ovule anatrope.

Le faisceau vasculaire du funicule est entouré par un parenchyme à parois minces et à contenu protoplasmique très dense, surtout du côté de l'ovule où les cellules sous-épidermiques ont subi quelques cloisonnements tangentiels et ont formé un tissu riche en glucose, en fines gouttelettes d'huile et pouvant être considéré comme le prolongement du placenta; l'épiderme ne présente pas de stomates. Le faisceau vasculaire du funicule (fig. 121, I) se prolonge le long de l'ovule (raphé) pour s'épanouir à la base du nucelle ou chalaze. Sa symétrie bilatérale devient de plus en plus nette à mesure que l'on se rapproche de son extrémité; vers la chalaze, il est très aplati tangentiellement et se divise en trois branches mal séparées pour former une courte patte d'oie où le bois et le liber cessent d'être différenciés et font place à de petites cellules conductrices à contenu protoplasmique très dense. Tout autour de la nervure existent de nombreuses cellules sécrétrices pleines d'une substance tannoïde.

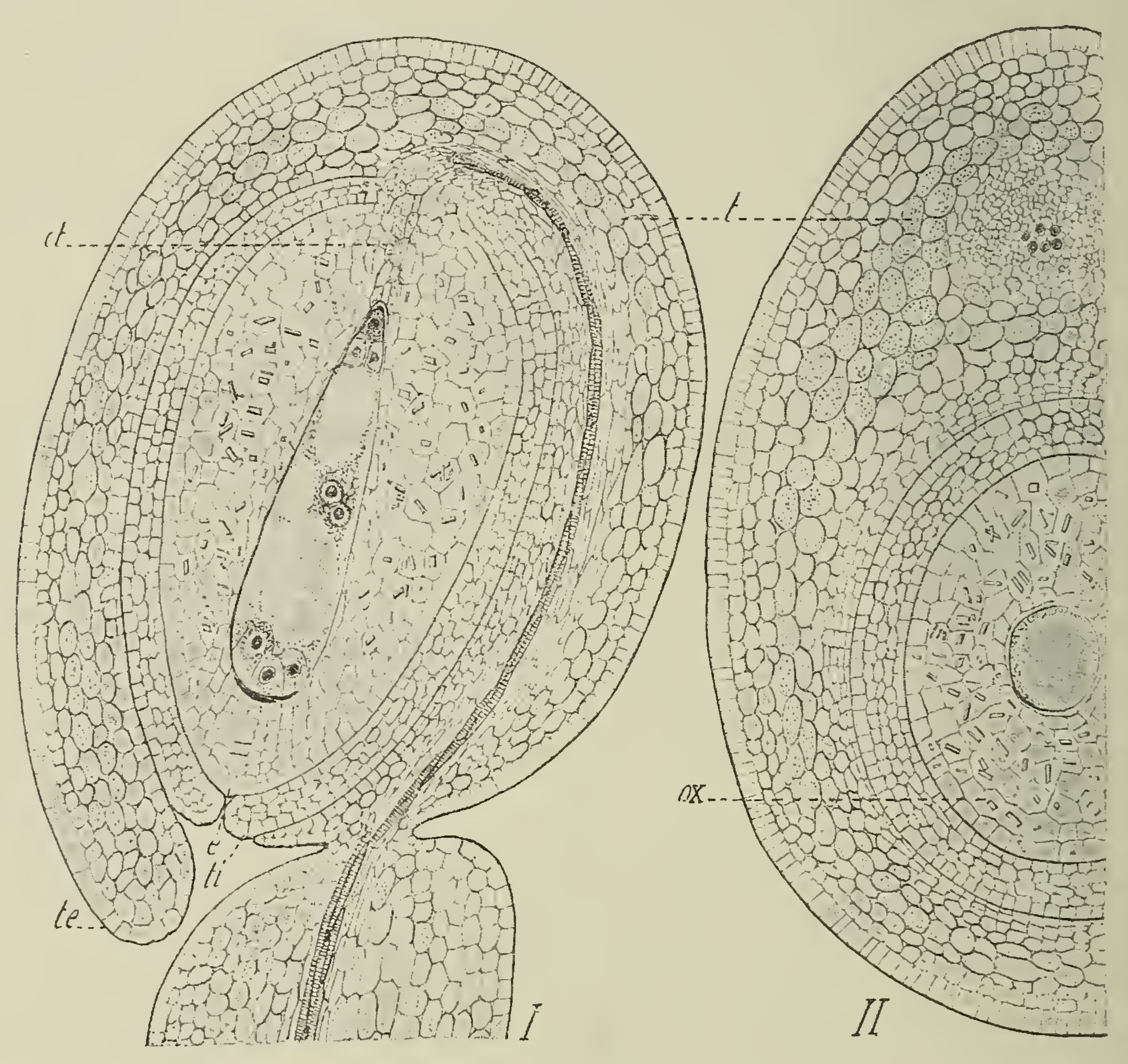


Fig. 121.

Ovule de l'*Hippophae rhamnoides* — I, section longitudinale; gr. 120; II, section transversale dans la région moyenne; gr. 180; te, tégument externe; ti, tégument interne; ct, cellules à tannin, allongées au voisinage du cœcum du sac embryonnaire; t, cellules tannifères; ox, cristaux d'oxalate de calcium du nucelle.

Téguments. L'ovule (fig. 121) a deux téguments limitant ensemble le micropyle; c'est donc un ovule dichlamydé dipore d'après les termes établis par Van Tieghem (103).

Comme les ovules dichlamydés appartiennent ordinairement aux Dialypétales, il s'agit ici d'une exception, car les fleurs femelles et les fleurs hermaphrodites des différentes Eléagnacées ont toujours un périanthe tubuleux.

Le tégument externe, dépourvu de stomates, enveloppe en entier l'ovule; il est ordinairement épais de 7 à 8 assises de cellules, mais il augmente d'épaisseur au voisinage du micropyle et surtout le long du raphé. En section transversale, on voit que son épiderme externe est formé d'éléments rectangulaires, plus hauts que larges, recouverts extérieurement d'une cuticule très mince. Cet épiderme externe a déjà subi quelques cloisonnements tangentiels, surtout en face du raphé, et son contenu protoplasmique est plus dense que dans le reste du tégument.

Les cellules de la région moyenne sont elliptiques, allongées parallèlement à l'axe longitudinal de l'ovule et renferment beaucoup de substances tannoïdes. Dans l'ovule, ces substances ne prennent pas naissance à la suite de la destruction de l'amidon, car il ne s'y forme jamais de réserves amylacées. Le glucose abonde dans toutes les parties de l'ovule; quant à l'oxalate de calcium, il paraît faire défaut dans les téguments.

Le tégument interne est formé de cellules beaucoup plus petites que celles du tégument externe, et sont de volume d'autant plus réduit qu'elles sont plus internes; l'épiderme interne est tabulaire et se distingue nettement des tissus voisins par un contenu protoplasmique particulièrement dense.

Nucelle. — Le nucelle (fig. 121) a la forme d'un œuf dont le gros bout correspondrait à la chalaze. Sur une section longitudinale de l'ovule, on voit qu'il est traversé suivant l'axe par un sac embryonnaire étroit et très allongé vers la base du nucelle. A son sommet, le sac embryonnaire est recouvert par une épaisse calotte formée par 5—7 assises de cellules régulièrement disposées et dont nous étudierons la double origine. Sur les côtés du sac, le nucelle est épais de 5—6 assises de grosses cellules à parois minces, à contenu très clair, peu dense et renfermant de nombreux cristaux d'oxalate de calcium: tablettes rhomboédriques, prismes allongés en aiguilles parallépipédiques bipyramidées, etc. Les éléments en contact avec le sac embryonnaire sont aplatis, en voie de régression, et ne constituent pas une assise épithéliale spéciale (tapètes) comme celle que Goldfluss, Mlle. (42) a décrite chez les Composées.

Sac embryonnaire. — Le sac embryonnaire (fig. 121) est élargi vers le haut au voisinage de la calotte et diminue progressivement de diamètre de cette extrémité à l'autre. Sa partie effilée n'est séparée de la chalaze que par une colonne de 5 ou 6 assises de cellules allongées, riches en substances tanniques et en glucose, et constituant un tissu conducteur pour la nutrition du sac.

La présence constante du tannin le long des éléments conducteurs, et ici à la base du nucelle, doit-elle être interprétée en considérant le tannin comme une substance de déchet ou comme

un aliment? Dans le cas particulier qui nous occupe, nous n'avons pas vu les substances tannoïdes s'accumuler en quantité de plus en plus grande vers la base du nucelle au fur et à mesure du développement de l'ovule, et nous sommes incliné à penser que le tannin peut être employé à la nutrition du sac embryonnaire.

Au moment de la fécondation, le sac embryonnaire comprend, vers le haut, les 2 synergides et l'oosphère; dans sa région moyenne, les 2 noyaux polaires accolés, et, à sa base, les 3 antipodes. Son protoplasma est accumulé aux extrémités et contre les parois; il limite dans le centre 2 ou 3 grands vacuoles traversés par des trabécules protoplasmiques et ne contient pas de réserves amylacées. Les 2 synergides fixées à la coupole du sac embryonnaire par une large base sont allongées et subcylindriques; chacune d'elles contient au-dessus d'un très petit vacuole inférieur un protoplasma très dense avec un noyau nucléolé, d'un diamètre de 15—20 μ, situé au milieu de la hauteur de la cellule et non au sommet ainsi qu'il arrive fréquemment. L'oosphère est subcylindrique, renflée vers l'intérieur, environ deux fois plus grande que les synergides auxquelles elle est contiguë et s'insère un peu latéralement sur les parois du sac. Son noyau est volumineux, très chromophile, d'un diamètre de 20 μ environ; il renferme un gros nucléole et occupe le partie renflée de l'oosphère, du côté intérieur, au-dessous d'un vacuole d'abord étroit, puis très agrandi au moment de la fécondation. Les noyaux polaires sont contigus vers le milieu du sac, séparés par une surface plane et placés l'un au-dessus de l'autre, ou parfois côte à côte dans un plan transverse ou oblique; ils sont très chromatiques, pourvus d'un nucléole, et au moins aussi volumineux que le noyau de l'oosphère; leur fusion complète ne s'opère vraisemblablement qu'après le phénomène dit de la double fécondation, phénomène que nous n'avons pu observer. Les cellules antipodes sont au nombre de 3; l'une seule d'entre elles occupe l'étroit cœcum du sac, et les 2 autres, juxtaposées, sont placées par dessus. Leurs parois sont épaisses et comme gélifiées; les 2 cellules intérieures sont manifestement en régression et possèdent un protoplasma beaucoup moins dense que la cellule inférieure. Celle-ci, pourvue d'un noyau de la grosseur de ceux des synergides et d'un protoplasma très chromophile, paraît douée d'une grande activité nutritive; sa paroi externe étant en outre plus mince que celle qui la sépare des deux autres cellules antipodes, il est permis de supposer que cette cellule joue un rôle dans la nutrition du sac en modifiant les sucs alimentaires apportés par le cordon de tissu conducteur dirigé vers la chalaze. Westermaier (116), Ikedo et Goldfluss, M[lle.] (42) ont d'ailleurs exprimé la même idée dans leurs études sur différents sacs embryonnaires.

B. Ovule des Shepherdia. — L'ovule des *Shepherdia* (*Sh. canadensis* et *Sh. argentea*) présente les mêmes caractères externes que celui de l'*Hippophae rhamnoides* (forme globuleuse, funicule massif, brusquement et considérablement rétréci vers le raphé); il en est également assez voisin (fig. 122, I) par sa structure ana-

tomique; cependant, nous ferons remarquer que chez les *Shepherdia*:

1⁰ l'épiderme interne du tégument externe est peu cloisonné tangentiellement; 2⁰ le nucelle ne contient pas de cristaux d'oxalate de calcium et s'allonge en bec du côté du micropyle; il est donc pyriforme; 3⁰ le sac embryonnaire est plus enfoncé dans le nucelle et par conséquent recouvert par une calotte plus épaisse; 4⁰ l'oosphère de forme très arrondie, d'un diamètre de 50 μ, est comme suspendue à la base des synergides du côté interne; sa vacuole (antérieure) ainsi que les 2 vacuoles (postérieures) des synergides sont très petites; 5⁰ les synergides sont très allongées et leurs noyaux sont au-dessous du milieu de leur longueur; 6⁰ les

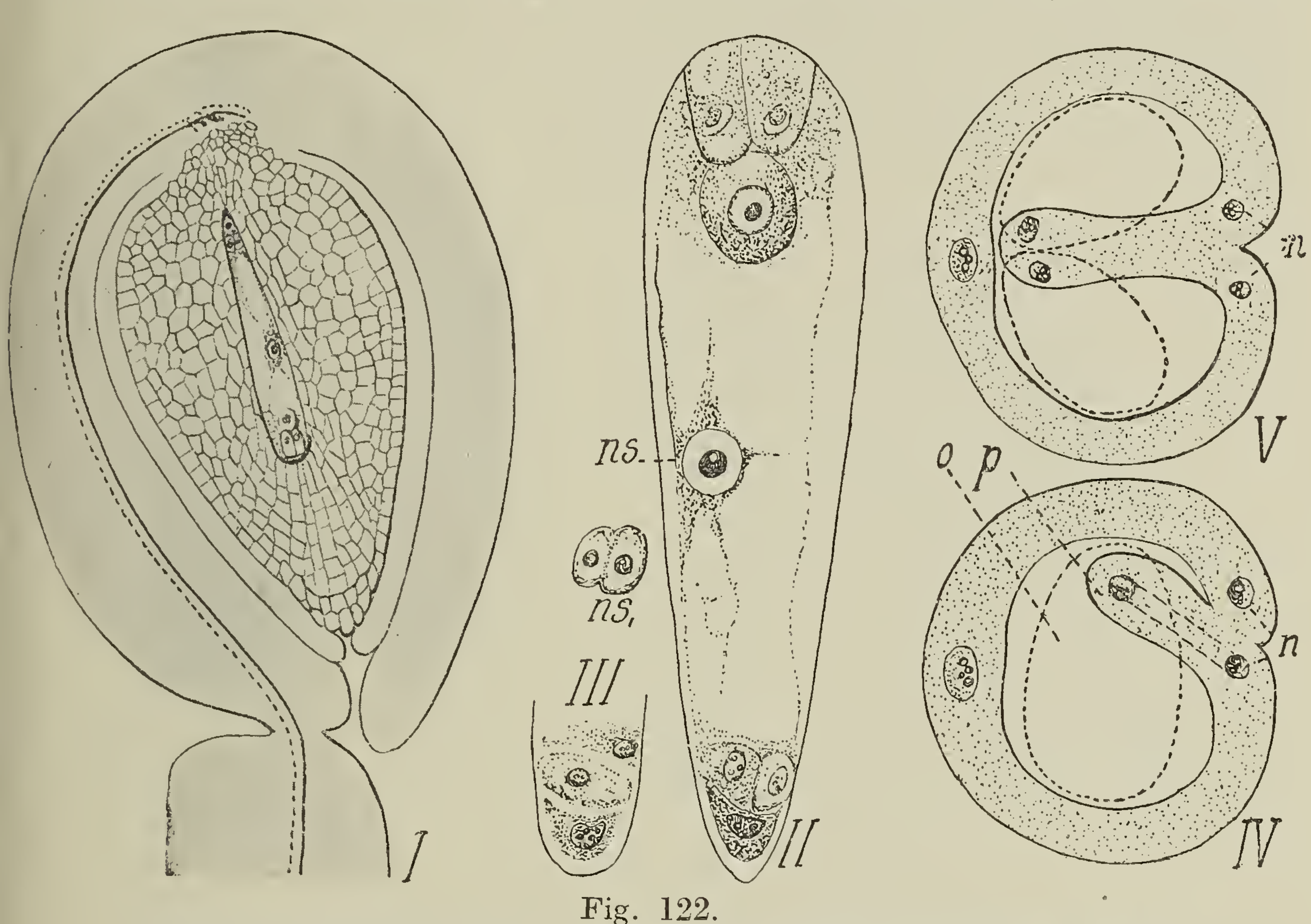


Fig. 122.
Ovule de *Shepherdia canadensis* — I, cet ovule en section longitudinale; II, sac embryonnaire; gr. 300; III, autre disposition des cellules antipodes; IV, figure schématique d'une section transversale à la base du carpelle, montrant l'insertion de l'ovule o; p, placenta; n, nervures marginales; V, insertion de deux ovules.

noyaux polaires se fusionnent avant la fécondation. — Nous sommes absolument sûr de ce fait, car nous avons eu l'occasion d'étudier les fleurs d'une plante femelle de *Sh. canadensis* chez laquelle il ne pouvait se produire de fécondation, faute d'un plant mâle. — Pendant cette fusion des noyaux polaires, il nous a paru se produire une contraction, le noyau résultant ayant un volume moindre que les deux noyaux composants; toutefois, ce noyau est encore plus gros que celui de l'oosphère; 7⁰ les antipodes ont des parois minces. La cellule qui remplit le fond du sac a souvent la forme d'un ménisque convergent et paraît douée d'une grande activité nutritive comme chez l'*H. rhamnoides*; les 2 cellules antipodes situées au-dessus de la précédente sont habituellement juxtaposées et fortement bombées du côté de l'intérieur du sac; mais

quand celui-ci est très étroit, elles peuvent être superposées l'une à l'autre. Au moment de la fécondation, ces dernières cellules sont déjà en voie de régression comme l'indique leur contenu protoplasmique peu apte à fixer les colorants.

C. Ovule des Elaeagnus. Nous comparerons encore la structure de l'ovule des *Elaeagnus* (fig. 123) à celle de l'ovule de l'*Hippophae rhamnoides*, en mettant seulement en évidence les caractères différentiels, afin d'abréger notre exposé.

Dans le genre *Elaeagnus*, le funicule n'offre pas le rétrécissement signalé dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; il est relativement allongé chez *E. hortensis* et *E. umbellata*, et court chez *E. pungens* et *E. multiflora*. Dans ces deux dernières espèces, le funicule se renfle considérablement au voisinage du micropyle, pour former une sorte d'obturateur dont les tissus, d'origine sous-épidermique, comme nous le savons déjà, sont chargés de substances nutritives destinées au tube pollinique.

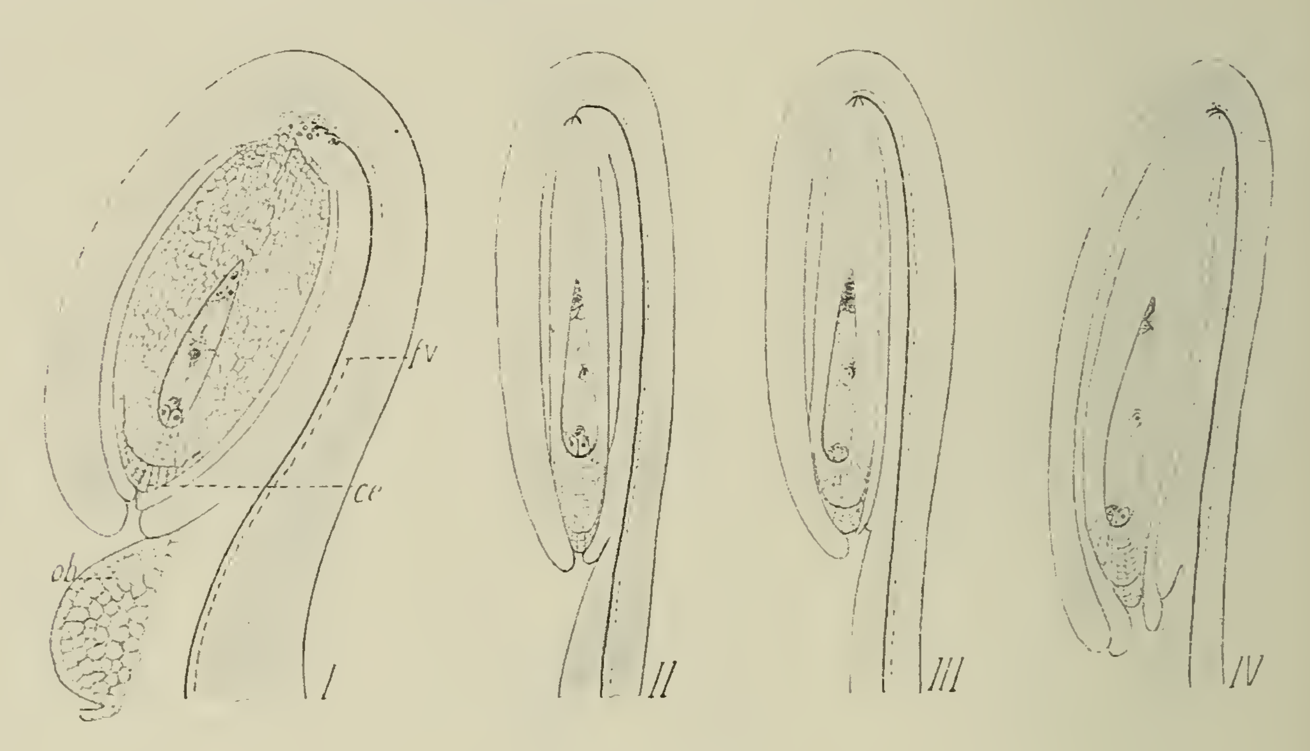


Fig. 123.

Ovules des *Elaeagnus* — I, ovule de l'*E. pungens;* ob, obturateur; ce, calotte d'origine épidermique au-dessus de la calotte proprement dite; II, ovule de l'*E. hortensis,* monopore exopore; III, ovule de l'*E. hortensis* dont le nucelle et le tégument interne sont irrégulièrement développés; IV, ovule de l'*E. umbellata,* monopore endopore.

En section transversale, le funicule et le raphé présentent dans quelques espèces d'*Elaeagnus* (*E. umbellata*), la même structure que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, c'est-à-dire que le liber est enveloppant; toutefois, dans la plupart des espèces (*E. pungens*, *E. hortensis*, etc.), le faisceau vasculaire est à symétrie nettement bilatérale et le liber forme une lame placée extérieurement au bois.

Les ovules des *Elaeagnus* sont ellipsoïdes (*E. pungens*, *E. multiflora*), ou allongés et subcylindriques (*E. hortensis*, *E. umbellata*). Le plus souvent (fig. 123, I), les deux téguments prennent part à la formation du micropyle: ovule dipore (*E. pungens*, *E. multiflora*); mais chez *E. angustifolia* et *E. umbellata*, le microphyle est fréquemment entouré d'un seul tégument (ovule mono-

pore), et l'on trouve à la fois des ovules monopores et des ovules dipores dans la même espèce suivant les fleurs. Chez *E. hortensis* (II), c'est le tégument externe seul qui forme le micropyle, car le tégument interne demeure très court (ovule monopore exopore); au contraire, chez *E. umbellata*, le tégument interne (IV) s'allonge beaucoup plus que le tégument externe, et s'avance comme pour happer le tube pollinique en constituant à lui seul le micropyle (ovule monopore endopore).

Le nombre de ces ovules monopores étant parfois aussi considérable que celui des ovules dipores on peut se demander si *E. angustifolia* et *E. umbellata* sont réellement caractérisés par un dimorphisme ovulaire? Nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi, car les plantes qui nous ont donné les résultats précédents étaient des plantes cultivées, et leurs ovules monopores peuvent être considérés comme des anomalies occasionnées par la culture, le type normal étant un ovule dipore.

Pour trancher définitivement la question, il conviendrait d'étudier des matériaux provenant de plantes sauvages; toutefois, à l'appui de notre interprétation, nous ferons remarquer que chez une même espèce (*E. umbellata*), par exemple, nous avons trouvé une série de formes intermédiaires entre l'ovule dipore et l'ovule monopore; d'autre part, les ovules monopores présentent souvent une déformation du nucelle, lequel se trouve recourbé au voisinage du micropyle.

L'ovule n'échappe donc pas à l'influence du milieu et serait, au contraire, comme les feuilles à laquelle se rattache son origine, un des organes les plus plastiques de la plante? Ses variations, en raison de son rôle constitutif de la graine, acquièrent une importance capitale et expliquent celles de l'espèce; d'autre part, en systématique, il y a lieu de se pénétrer de cette idée, que les caractères de l'ovule, pas plus que ceux des autres parties de la plante, ne sont absolument fixes et qu'il est nécessaire de les combiner au plus grand nombre possible d'autres caractères.

Au point de vue de leur structure anatomique, les téguments des ovules des *Elaeagnus* sont peu différents entre eux et peu différents aussi de ceux de l'ovule de l'*Hippophae rhamnoides*: ils sont plus ou moins épais suivant les espèces; les cellules de l'épiderme interne touchant au nucelle sont, ou très aplaties dans le sens transversal (*E. umbellata*), ou sensiblement isodiamétriques (cas le plus fréquent); enfin, l'épiderme externe de l'ovule est beaucoup moins haut que chez les *Hippophae* et les *Shepherdia*.

Le nucelle est plus étroit que dans les genres précédemment étudiés, surtout vers la base où il forme une longue colonne de cellules allongées au-dessous du cœcum du sac embryonnaire; il ne renferme jamais de cristaux d'oxalate de calcium et ne constitue pas davantage d'assise épithéliale digestive autour du sac embryonnaire.

Le sac embryonnaire (fig. 124) est oblong, dilaté du côté du micropyle et plus ou moins étroit à l'extrémité opposée. Les synergides sont ovoïdes, élargies au contact de la paroi du sac

et plus petites que dans le genre *Hippophae*; le noyau est situé au milieu de leur hauteur. L'oosphère semble parfois être subsphérique et insérée par une sorte de bec s'insinuant entre les 2 synergides, mais cet aspect tient à la direction de la coupe; en réalité, l'oosphère comme chez les *Hippophae* est de forme subcylindrique, plus longue que les synergides auxquelles elle est contiguë, et se fixe directement sur les parois du sac, ainsi que le démontrent des sections longitudinales diversement orientées. Les noyaux secondaires situés dans la région moyenne du sac embryonnaire se fusionnent d'assez bonne heure; nous ne savons si c'est avant ou après la fécondation. Les antipodes comme dans les autres genres peuvent être diversement situées: lorsque le cœcum du sac embryonnaire est étroit, une antipode remplit l'extrémité du sac et les 2 autres placées par dessus sont ordinairement juxtaposées; mais, lorsque le cœcum est suffisamment large, 2 antipodes occupent l'extrémité du sac. Quoi qu'il en soit, la cellule ou les cellules antipodes les plus externes ont un contenu particulièrement dense et disparaissent longtemps après l'élément ou les éléments situés vers l'intérieur du sac; il est donc présumable qu'elles jouent un rôle spécial dans la nutrition du sac, comme nous l'avons indiqué chez *Hippophae rhamnoides*.

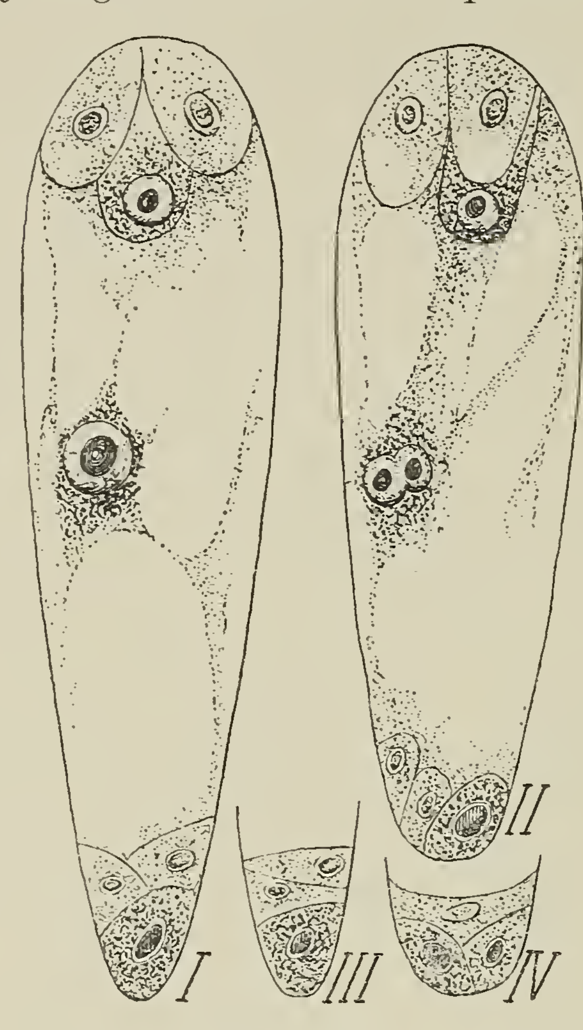


Fig. 124.

Sac embryonnaire de l'*Elaeagnus umbellata*; différentes positions des cellules antipodes; gr. 350.

II. Développement de l'ovule–Fécondation, formation de la graine.

A. Phénomènes antérieurs à la fécondation.

1° Développement du sac embryonnaire.

Nous prendrons encore pour type l'ovule de l'*H. rhamnoides* (fig. 125).

Cet ovule, comme celui de tous les *Elaeagnus*, se développe suivant le mode général décrit pour les ovules anatropes dans maint traité de botanique; aussi passerons-nous aussitôt à l'étude de la formation du sac embryonnaire.

Dans un ovule très jeune, alors que les téguments ne sont pas encore développés, on ne voit pas trace de sac embryonnaire;

le nucelle est formé d'un parenchyme homogène constitué par quelques files longitudinales de cellules se cloisonnant activement vers la base du mamelon ovulaire. Au moment où l'ovule va s'infléchir et où le tégument interne s'esquisse sous la forme d'un bourrelet, le mamelon (fig. 125, I) présente vers le haut (*a*) une cellule sous-épidermique, axiale, différenciée par sa taille qui dépasse celle des éléments voisins: c'est l'archéspore ou „cellule privilégiée" de Warming (113). Cette cellules *s* se divise (II) par une cloison perpendiculaire à l'axe de l'ovule en 2 autres cellules: la cellule

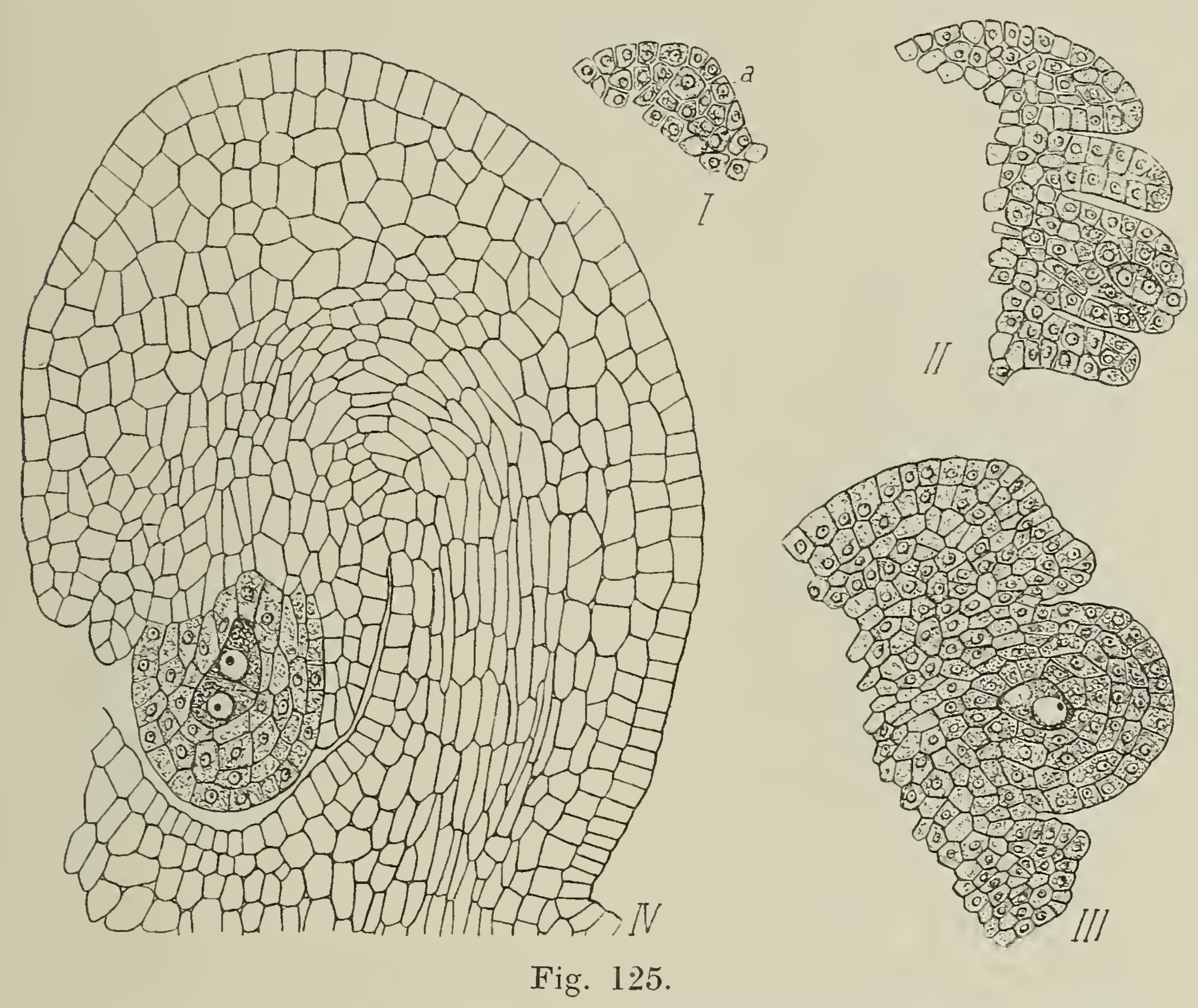


Fig. 125.
Différents stades du développement de l'ovule de l'*Hippophae rhamnoides*; gr. 200.

externe *c* est la cellule-mère de la calotte, la cellule interne *p* est la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire. Pendant que cette dernière cellule s'agrandit, la cellule *c* se cloisonne activement (III) pour constituer une calotte composée de 3 ou 4 assises de cellules disposées en files radiales perpendiculaires à la surface du nucelle. A ce stade, l'axe de l'ovule est dirigé transversalement et le tégument externe commence à s'ébaucher. En s'agrandissant, la cellule-mère primordiale prend la forme d'une pyramide dont la pointe serait dirigée vers la profondeur des tissus; son contenu cellulaire est très dense et son noyau, volumineux, renferme un petit nucléole. Un premier cloisonnement (IV) divise cette cellule en 2 autres cm^1 et *cm* (la réflexion complète de l'ovule est alors opérée), puis, la cellule *cm* se divise à son tour (fig. 125 bis, V), de sorte que la cellule-mère primordiale donne naissance par des cloisonnements centripètes à une série axile de 3 cellules définitives dont la plus interne constituera le sac embryonnaire

(en ce moment les téguments achèvent d'entourer complètement le nucelle). Ces 3 cellules présentent une grande activité, révélée par un protoplasma très dense absorbant fortement les matières colorantes, et par un noyau volumineux pourvu d'un petit nucléole. Après avoir gélifié leurs parois, ce qui leur donne un aspect collenchymateux, elles s'agrandissent en exerçant une action digestive sur les éléments voisins du nucelle. Bientôt les 2 cellules supérieures (les plus externes) sont refoulées par l'accroissement de la cellule-mère du sac, laquelle contient maintenant 2 noyaux; leurs cloisons transversales prennent l'aspect dit en verre de montre (fig. 125 bis, VI, VII), leur protoplasma entre en régression et elles disparaissent peu à peu de façon simultanée; finalement elles sont réduites à deux lames fixant fortement les colorants.

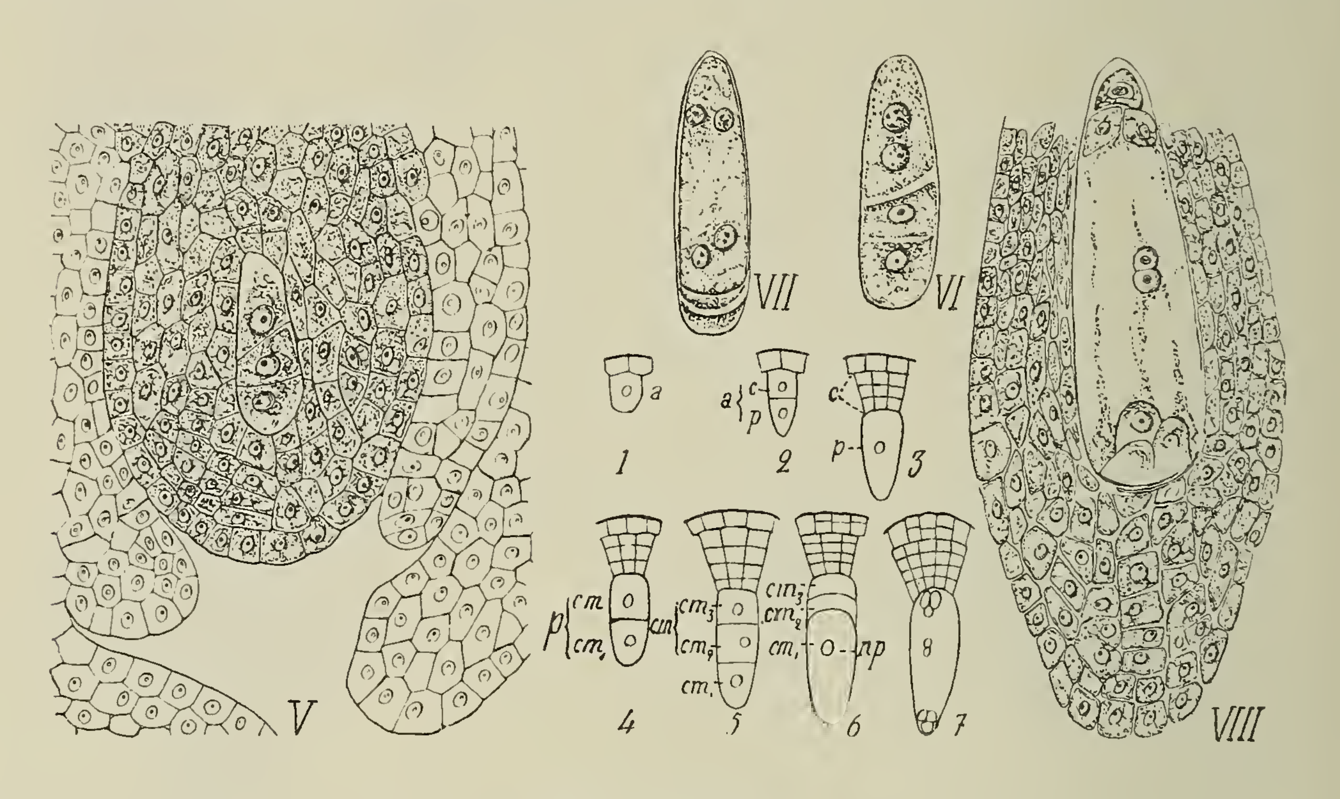


Fig. 125 bis.
Différents stades du développement de l'ovule de l'*Hippophae rhamnoides* (suite) — Stades V, VI, VII et VIII; gr. 200; 1—7, développement résumé du sac embryonnaire; a, archéspore; p, cellule-mère primordiale; cm_1, cm_2, cm_3, cellules-mères définitives; cm_1, cellule-mère du sac embryonnaire ou mégaspore.

La suite du développement du sac embryonnaire: division des noyaux; formation des synergides, de l'oosphère, des antipodes, du noyau secondaire, semble suivre la loi générale donnée par Strasburger (96) et Guignard (46), mais nous n'avons pas réussi à saisir tous les stades de ce développement.

Pendant que s'organise complètement le sac embryonnaire, l'épiderme du sommet du nucelle subit un ou deux cloisonnements tangentiels (VIII) déterminant une calotte d'origine épidermique renforçant celle qui provient de la „cellule privilégiée"; ce renforcement se produit avec plus ou moins d'intensité dans les 3 genres qui composent la famille des Eléagnacées. Comme la calotte subsiste très longtemps, jusque vers la fin du développement de l'embryon, son épaississement ne semble pas avoir pour résultat immédiat la nutrition de cet embryon, mais plutôt sa protection et la formation d'un solide point de fixation car nous verrons qu'il n'est point soutenu par les tissus de l'albumen. On sait que

des divisions semblables de l'épiderme du nucelle ont déjà été observées par Strasburger, chez les Primulacées; par Warming, dans *Ribes, Saxifraga, Rheum*, etc.; par Vesque chez *Aconitum, Euphorbia, Mercurialis, Daphne Mezereum, Polygala, Amygdalées* et *Pomacées*, etc.

Développement comparé du sac embryonnaire. D'une façon générale, la suite du développement du sac embryonnaire est la même pour toutes les Eléagnacées.

Dans le genre *Elaeagnus*, l'organisation du sac est très hâtive; elle est achevée avant la réflexion complète de l'ovule anatrope, tandis que dans le genre *Shepherdia*, les dernières phases du développement ne se produisent qu'après la réflexion complète de l'ovule, ainsi qu'il se passe chez *Hippophae rhamnoides*.

Les cellules *cm* et cm_1 se font remarquer par leurs grandes dimensions dans le genre *Shepherdia*: longues de 15 à 20 μ chez *Hippophae rhamnoides*, de 30 à 40 μ chez les *Elaeagnus*, au moment du cloisonnement de *cm*, elles atteignent de 50 à 60 μ chez les *Shepherdia* (fig. 126, I), où elles occupent la base du nucelle, et non la région moyenne comme dans les deux autres genres, par suite d'un plus grand développement de la calotte.

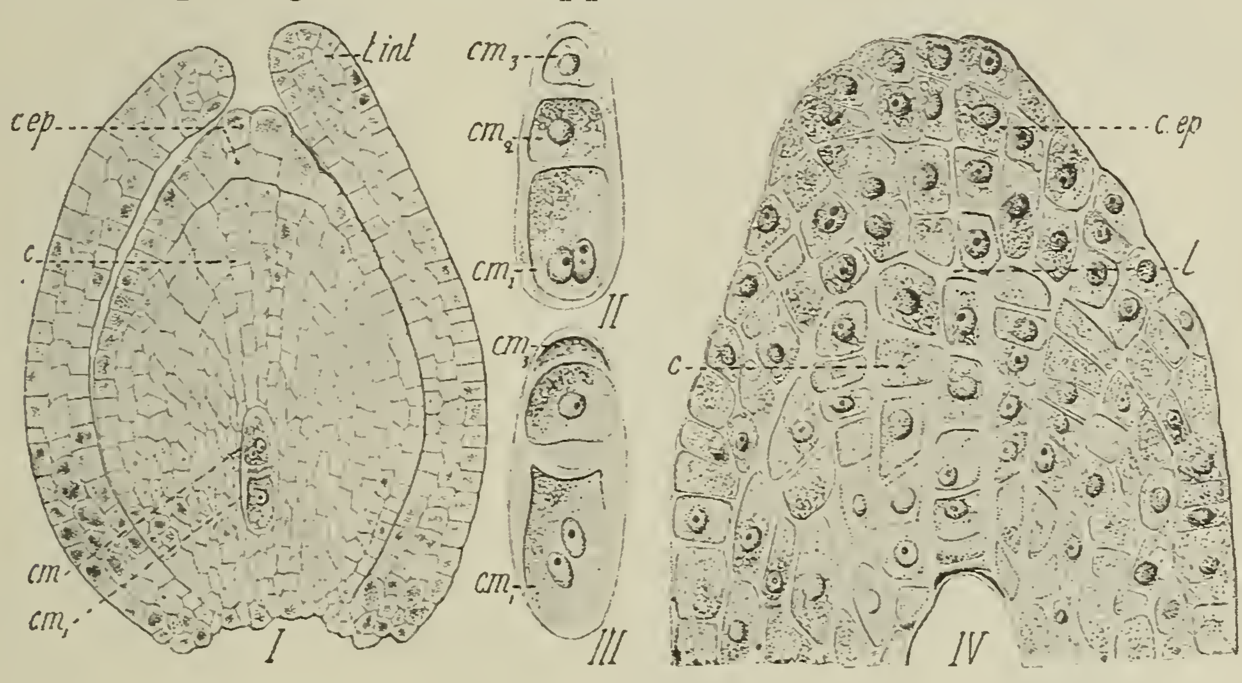


Fig. 126.

Développement comparé du sac embryonnaire — I, ovule de *Shepherdia canadensis*; gr. 60 (il manque le tégument externe); II et III, différents stades du développement du sac embryonnaire de cet ovule; IV, sommet du nucelle de l'ovule de l'*Elaeagnus pungens*; gr. 200; cep, calotte d'origine épidermique; l, limite entre la calotte proprement dite et le tissu d'origine épidermique.

La partie de la calotte d'origine épidermique est habituellement réduite à 2 assises de cellules dans les *Shepherdia* et se forme tardivement; elle est au contraire très épaisse (5—6 assises de cellules) et de formation hâtive chez les *Elaeagnus* (fig. 126, IV); néanmoins, l'ensemble des tissus de la calotte chez les *Elaeagnus* est moins épais que chez les *Shepherdia*, à cause du développement considérable des tissus de la calotte proprement dite dans ce dernier genre.

Les deux cellules *cm* et cm_1, sont de taille différente dans les genres *Elaeagnus* et *Hippophae* ($cm_1 > cm$), mais elles sont de même grosseur dans le genre *Shepherdia*.

Quant à la disparition des deux cellules-mères cm_2 et cm_3, elle se fait simultanément dans les genres *Elaeagnus* et *Hippophae*, sous l'action diastasique du jeune sac; dans le genre *Shepherdia*, la cellule-mère en contact avec le sac (fig. 126, II, III) disparaît la dernière comme si elle commençait elle-même à digérer la cellule cm_3.

Anomalies dans le développement du sac embryonnaire:

a) Production de deux sacs embryonnaires par ovule. S'il ne se produit généralement qu'un seul sac embryonnaire par ovule, il peut en certains cas se différencier 2 cellules-privilégiées donnant chacune (fig. 127, IV) une série de cellules-mères, comme nous l'avons constaté (une fois) dans *Sh. canadensis*. — Il est présumable que l'un des deux sacs formés, prenant l'avance finit par atrophier l'autre car les nombreuses graines que nous avons examinées ne nous ont jamais offert de cas de polyembryonie.

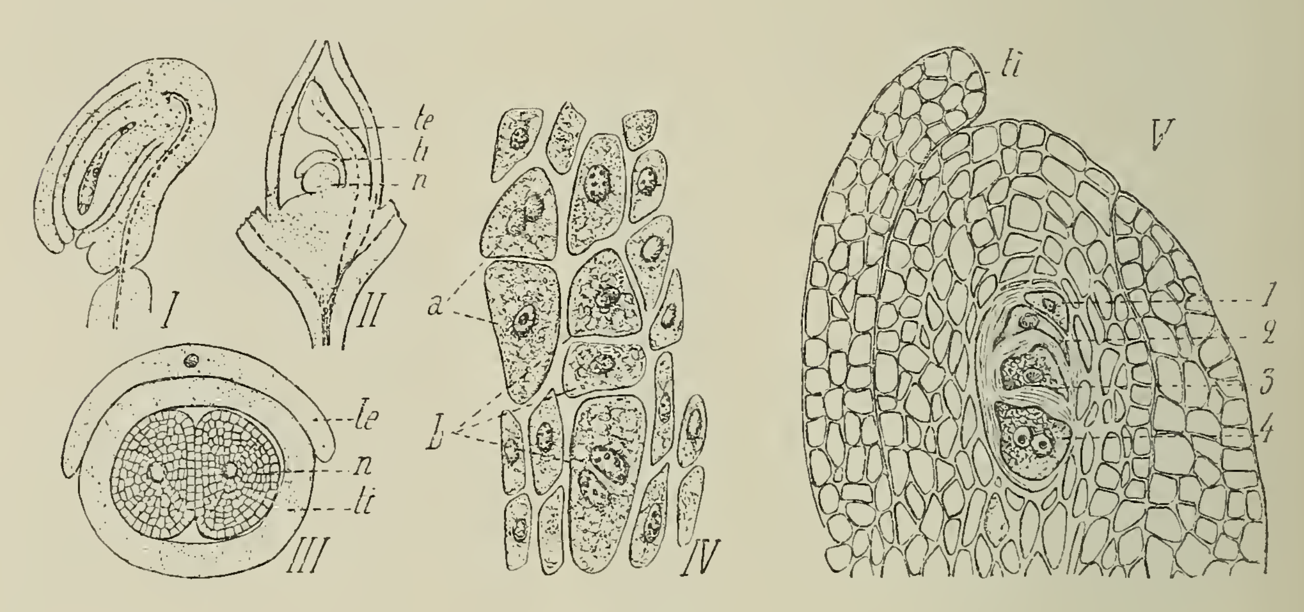


Fig. 127.

Anomalies dans le développement de l'ovule — I, ovule anormal semi-campylotrope de l'*Hippophae rhamnoides;* II et III, ovule avec deux nucelles et à tégument externe foliacé (*Elaeagnus pungens*); te, tégument externe; ti, tégument interne; n, nucelle; IV, formation de deux sacs embryonnaires dans un nucelle de *Shepherdia canadensis;* cloisonnements a et b dans deux cellules-mères primordiales; V, division de la cellule-mère primordiale en 4 cellules dont *4* est la cellule-mère définitive du sac embryonnaire.

b) Division de la cellule-mère primordiale en 4 cellules. On sait que la cellule-mère primordiale *p* se divise habituellement en 3 cellules; mais, par anomalie, elle peut donner naissance à 4 cellules-mères (fig. 127, V) disposées en file suivant l'axe de l'ovule: il y a alors subdivision de la cellule cm_3 *(E. hortensis)*.

c) Campylotropie de l'ovule et du sac embryonnaire dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia*. — Assez souvent, lorsqu'il naît deux ovules par carpelle (genres *Shepherdia* et *Hippophae*), ces ovules se gênent mutuellement dans leur développement et prennent d'une façon plus ou moins nette (fig. 127, I) la forme dite campylotrope avec recourbement du sac embryonnaire (fig. 157, II).

2° Formation du nucelle.

Le nucelle prend naissance à l'extrémité du mamelon ovulaire, à la suite d'un cloisonnement très actif des cellules sous-épidermiques et de quelques assises de cellules situées plus intérieurement: il se produit des cloisonnements transversaux et longitudinaux, mais ceux-ci sont principalement tangentiels, comme on peut l'observer sur des sections transversales du nucelle. Pendant les cloisonnements de l'archéspore, les cellules sous-épidermiques latérales subissent aussi des cloisonnements transversaux afin de permettre le grossissement des cellules-mères primitives; on remarque également que les cellules de la base du nucelle deviennent de plus en plus allongées.

Anomalies dans le développement du nucelle:

a) Chez *Elaeagnus pungens*, il peut se former exceptionnellement deux nucelles normalement constitués par ovule (fig. 127, II et III); dans ce cas, le tégument externe n'arrive pas à entourer complètement les 2 nucelles et prend la forme d'une lame foliacée, à la face supérieure de laquelle se trouvent les autres parties de l'ovule;

b) dans certains ovules anormaux, le nucelle peut être plus ou moins arqué (*E. hortensis, E. umbellata, H. rhamnoides, Sh. canadensis*).

3° Formation des téguments.

Les téguments débutent par des cloisonnements longitudinaux sous-épidermiques; de ces cloisonnements résulte une saillie circulaire dont l'épiderme et les cellules sous-jacentes se cloisonnent ensuite activement dans une direction perpendiculaire ou légèrement oblique à l'axe du nucelle. Le tégument externe est toujours plus épais que le tégument interne; celui-ci peut même être réduit en certains cas à deux couches de cellules, lorsque les cellules épidermiques se sont divisées beaucoup plus rapidement que les éléments qui les séparaient vers la base du bourrelet initial. Des cloisonnements tangentiels déterminent l'épaississement des téguments consécutivement à leur formation et prennent naissance aussi bien dans les épidermes que dans les tissus moyens. Les divisions de l'épiderme sont particulièrement nombreuses sur la face interne du tégument externe et dans les deux téguments au voisinage du micropyle.

Anomalies des téguments. Nous savons déjà que le tégument interne peut demeurer très court (ovules monopores exopores de l'*E. hortensis*), ou s'allonger beaucoup plus que le tégument externe (ovales monopores endopores de l'*E.umbellata*); enfin le tégument externe n'arrive pas toujours à envelopper complètement l'ovule comme chez *E. pungens*.

B. Fécondation.

Au moment de la fécondation, les téguments et le nucelle s'allongent comme pour se porter au devant du tube pollinique,

les cellules de l'épiderme du nucelle deviennent légèrement papilleuses et il se forme souvent une petite chambre entre le sommet du nucelle et le tégument interne. Le tube pollinique (fig. 128), tortueux, de diamètre inégal, parfois enroulé en spirale, présente çà et là des cœcums et fixe avec électivité les colorants rouges (double coloration par fuchsine et bleu de méthylène ou fuchsine et vert d'iode). Nous avons pu suivre le tube pollinique jusqu'au voisinage des synergides et observer leur évanouissement; cependant les phénomènes intimes de la fécondation: fusion des 2 anthérozoïdes

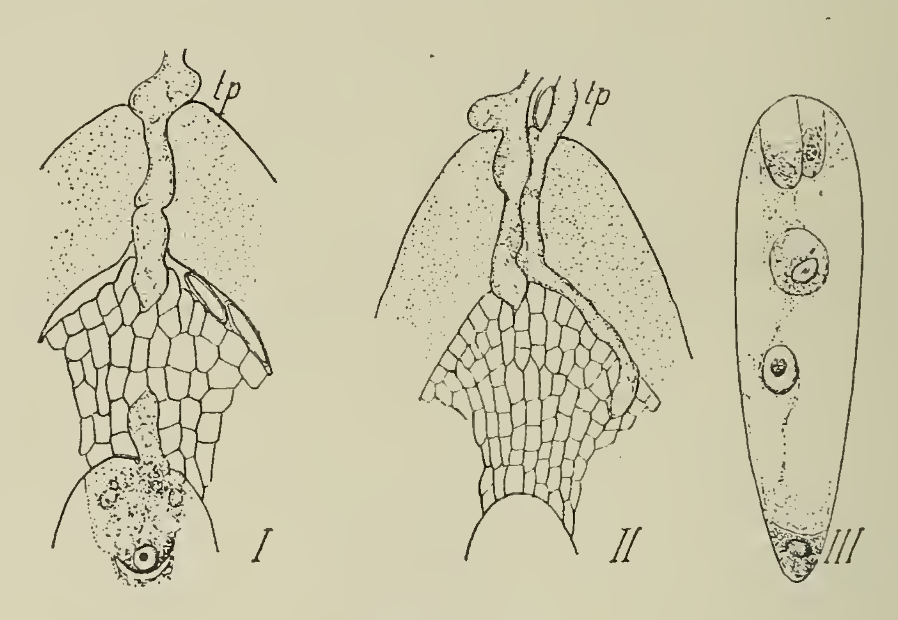


Fig. 128.

Fécondation — I, II, pénétration d'un ou de deux tubes polliniques dans le nucelle de *Shepherdia argentea* — III, sac embryonnaire en voie de régression chez *Sh. canadensis*; gr. 200.

avec le noyau secondaire et le noyau de l'oosphère nous ont échappé. Souvent 2 tubes polliniques (II) sont engagés dans le micropyle et arrivent à la fois au contact du nucelle; mais l'un, prenant l'avance sur l'autre pendant la traversée des tissus nucellaires, opère vraisemblablement seul la fécondation. On sait que la calotte est très épaisse et offre par conséquent un passage difficile au tube pollinique; aussi, quand il existe un intervalle entre le nucelle et le tégument interne, on voit souvent le tube pollinique s'engager dans cet espace et traverser latéralement le nucelle pour arriver à l'oosphère.

Transformations du sac embryonnaire consécutives à l'absence du tube pollinique: La fécondation ne pouvant se produire, par suite de l'absence d'un plant mâle, pour les fleurs femelles du *Shepherdia canadensis* que nous avons étudié (Arboretum de Mr. Barbey-Boissier à Chambésy), il était intéressant de rechercher comment s'opérait le dépérissement des cellules du sac, afin de vérifier si dans ce cas particulier „Tous les phénomènes qui se produisent dans le sac embryonnaire en l'absence du tube pollinique ont pour but de permettre à l'oosphère de persister le plus longtemps possible", comme l'a constaté d'Hubert[1]) pour l'ovule des Cactées.

[1]) d'Hubert, Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des Sc. nat. VIII série, tome II (1896).

Rien de pareil ne peut être déduit de nos observations. En effet, la disparition des cellules se fait dans l'ordre suivant: 1⁰ l'oosphère et les deux antipodes les plus intérieures; 2⁰ les synergides; 3⁰ le noyau secondaire (fusion complète des deux noyaux polaires); 4⁰ l'antipode occupant l'extrémité du cœcum du sac. Pendant leur régression, toutes les cellules grossissent plus ou moins en se vacuolarisant et fixent de moins en moins les colorants jusqu'à devenir complètement diffuses.

L'oosphère (fig. 122) se détache des synergides, devient sphérique, grossit beaucoup et se place à mi-distance des synergides et du noyau secondaire. Sa disparition précoce indique qu'elle est la cellule la plus directement intéressée à la présence du tube pollinique et écarte l'idée exprimée ci-dessus relativement à sa persistance et à sa longévité. La cellule qui demeure le plus longtemps est l'antipode extrême, celle qui nous a paru jouer un rôle actif dans la nutrition du sac.

C. Phénomènes consécutifs à la fécondation.

1⁰ Développement de l'embryon.

Hippophae rhamnoides. L'oosphère, après la fécondation (œuf), est formée d'une cellule subcylindrique, un peu élargie à la base et attachée à la paroi du sac embryonnaire en regard du micropyle. On y distingue un gros noyau avec un fort nucléole.

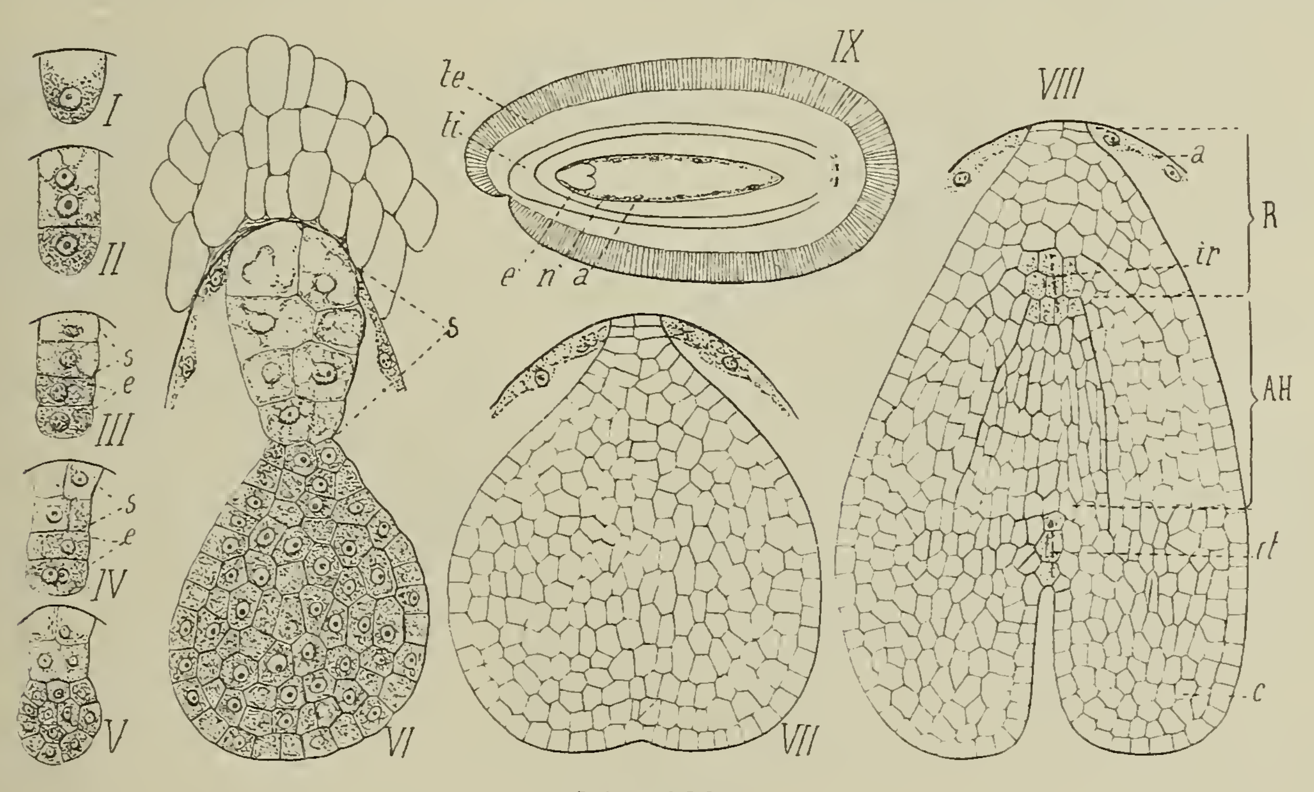


Fig. 129.

Développement de l'embryon de l'*Hippophae rhamnoides* — I—VIII, différents stades de ce développement; IX, coupe longitudinale schématique d'une jeune graine; te, tégument externe; ti, tégument interne; n, nucelle; e, embryon; a, albumen; s, cellules du suspenseur; ir, initiales de la racine; it, initiales de la tige; c, cotylédons; R, radicule; AH, axe hypocotylé.

Une première segmentation transversale (fig. 129, I) la divise en 2 cellules inégales: la plus grande est la cellule supérieure; elle constituera le suspenseur et une faible partie de la base de l'embryon (tissu de pénétration de Hanstein [49]); l'autre donnera

l'embryon proprement dit. Les 2ème et 3ème segmentations (II et III) sont encore transversales et divisent, d'abord le suspenseur, puis la cellule-mère de l'embryon; on a donc une file de 3 puis de 4 cellules dont 2 appartiennent au suspenseur et 2 à l'embryon proprement dit. On sait que la cellule du suspenseur la plus voisine des l'embryon a été dénommée „hypophyse" ou „cellule de clôture" par Hanstein (49).

Des cloisonnements longitudinaux se produisent ensuite dans toutes les parties en commençant par le suspenseur; au stade (IV), l'embryon comprend 8 cellules provenant de la division des deux cellules primitives: celles-ci ont d'abord donné 4 cellules par un premier cloisonnement dans le segment inférieur, suivi d'un autre qui lui est perpendiculaire dans le segment extrême; ensuite, chacune de ces 4 cellules se subdivise en 2; les cellules du suspenseur sont aussi au nombre de 8, mais sont plus grosses et ont un contenu moins dense que celles de l'embryon. Au stade (V), les cellules de l'embryon se sont segmentées tangentiellement. Les cellules intérieures, en se cloisonnant en tous sens, donneront la masse des tissus de l'embryon, tandis que les cellules externes formeront l'épiderme des cotylédons, de l'axe hypocotylé et d'une partie de la radicule. Au stade (VI), le suspenseur est très allongé, renflé à sa base, formé de 3—4 assises de 4 cellules volumineuses et à contenu peu dense. Le suspenseur est relié à l'embryon, en forme de toupie, par une assise de cellules provenant vraisemblablement de l'hypophyse (tissu de pénétration).

A un stade plus avancé encore (VII), on voit que le suspenseur a subi une forte régression; peut-être a-t-il même disparu en entier, car le court pédoncule qui supporte l'embryon pourrait bien être constitué par l'hypophyse.

Tous ces processus s'accomplissent lentement, soit de mars en juillet. A partir du 15 juillet, le développement de l'embryon va se précipiter pour devenir complet vers la fin août.

Quand l'embryon est encore très petit, long d'un millimètre et demi environ, on arrive à en obtenir des coupes grossières, sans paraffinage, qu'il est avantageux d'examiner dans l'hydrate de chloral. Les matériaux paraffinés ne donnent pas facilement de bonnes coupes pour l'étude de ce stade (VIII), car les téguments de la graine sont extrêmement durs en ce moment (15—31 juillet).

On distingue ainsi dans l'embryon: 1° deux cotylédons ne présentant encore aucune ébauche de système vasculaire; 2° les 3 groupes superposés d'assises initiales de la gemmule correspondant à l'épiderme, l'écorce et le cylindre central du futur axe épicotylé. Ces cellules se reconnaissent à leur contenu protoplasmique très dense, se colorant avec intensité quand on emploie des matériaux paraffinés; 3° l'axe hypocotylé, comprenant un cylindre central à éléments étroits et allongés, une écorce et un épiderme; 4° une coiffe épaisse de 3—4 assises de cellules, et dont l'extrémité est constituée par le tissu de pénétration provenant du cloisonnement de l'hypophyse; 5° les assises initiales de la radicule vers la base de l'hypocotyle. Ces cellules initiales sont assez confuses

et nous semblent appartenir à l'embryon proprement dit, le tissu de pénétration demeurant très réduit.

Développement comparé de l'embryon. Les premiers stades du développement de l'embryon dans les genres *Shepherdia* et *Elaeagnus* sont les mêmes que pour *Hippophae rhamnoides*. Dans tous les genres, on voit d'abord se constituer une série axile de 3 cellules, mais la segmentation de la cellule la plus interne, la „boule du germe" comme l'appelle Hanstein, ne se produit pas toujours de la même façon: sa première division est, tantôt transversale de façon à constituer une série de 4 cellules comme chez les *Hippophae*, tantôt elle est longitudinale et suivie d'une autre division méridienne perpendiculaire à la première, ainsi qu'on l'a souvent constaté pour d'autres espèces de plantes.

Faute de matériaux recueillis à des époques suffisamment rapprochées, nous n'avons pu suivre que de loin en loin le développement de l'embryon des *Shepherdia*; toutefois ce que nous en savons nous permet de supposer que le processus de ce développement est le même que pour *H. rhamnoides*.

Nous n'avons pas éprouvé le même inconvénient pour le genre *Elaeagnus* dont nous avons étudié *E. pungens*. Après avoir franchi les premiers stades de son développement, l'embryon de cette espèce (fig. 130), se distingue déjà assez nettement de celui de l'*H. rhamnoides*: au stade (I), on voit que le suspenseur est beaucoup moins distinct de l'embryon proprement dit que

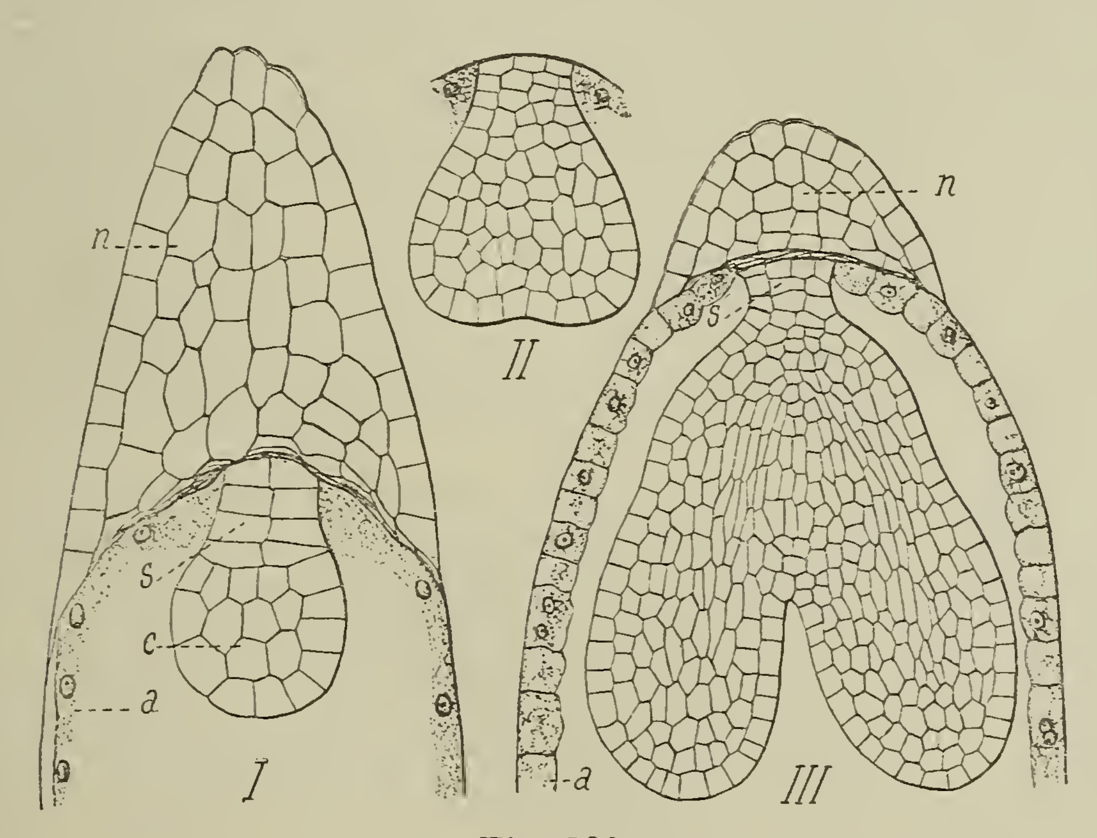


Fig. 130.
Développement de l'embryon chez *Elaeagnus pungens* (lettres comme dans la figure précédente); gr. 180.

chez *H. rhamnoides*; ses cellules ne sont point différenciées par leur taille et leur contenu, et les premiers éléments issus du cloisonnement de l'hypophyse établissent une continuité entre les tissus du suspenseur et ceux de l'embryon. Ultérieurement (II, III), les cellules du suspenseur se multiplient et demeurent très petites;

finalement, elles sont digérées par l'embryon; le tissu de pénétration paraît également subir de nombreux cloisonnements.

Lorsque l'embryon a une longueur de 1,5 mm, c'est-à-dire vers la fin janvier, la fécondation ayant eu lieu en octobre, il paraît globuleux et présente les mêmes régions que celui de l'*H. rhamnoides*, mais son organisation est plus avancée en ce qui concerne le système conducteur, lequel est déjà ébauché dans les cotylédons.

2° Formation de l'albumen.

L'albumen, comme l'ont démontré Guignard (46) et Nawaschine (76), résulte du développement de l'œuf accessoire formé par la fusion du noyau secondaire avec l'un des deux anthérozoïdes du tube pollinique; mais, comme nous l'avons déjà exprimé, nous n'avons pu observer cette fusion. Après sa fécondation, le noyau secondaire se divise en 2, 4, 8, 16, 32, etc. noyaux, disposés assez régulièrement dans la faible couche de protoplasma appliquée contre les parois du sac embryonnaire et limitant une grande vacuole centrale.

Tantôt ces divisions commencent en même temps que celles de l'œuf proprement dit, tantôt après; elles se font toujours avec beaucoup de lenteur, et l'albumen formé n'envahit jamais l'intérieur du sac.

a) Chez *Hippophae rhamnoides*, le protoplasma pariétal demeure longtemps indivis et ne commence à se segmenter (fig. 131) que vers le 15 juillet, c'est-à-dire au moment où la différenciation des tissus de l'embryon est déjà assez avancée. Cette segmentation se poursuit lentement pendant tout l'été au voisinage de la radicule, laquelle se trouve peu à peu entourée par quelques assises d'albumen dont les plus intérieures peuvent être écrasées et digérées par l'embryon; mais il ne se forme jamais qu'une ou deux assises d'albumen dans la région moyenne du sac et du côté opposé au micropyle.

L'albumen ne constitue donc pas ici un tissu transitoire destiné à être absorbé par l'embryon, car il paraît surtout servir à la digestion et à l'absorption des tissus du nucelle, dès que la nutrition du sac ne se fait plus suffisamment par sa base, c'est-à-dire après qu'il a fait disparaître lui-même la cellule antipode nourricière. Ce faible albumen subsiste dans la graine mûre (fig. 131, I, II) et n'est pas digéré pendant la germination; il protège alors la radicule tandis qu'elle traverse la déchirure qui s'est produite dans un tégument épais et coriace.

Les figures karyokinétiques offertes par les divisions des noyaux de l'albumen présentent, au stade dit de la plaque équatoriale, 8 petits chromosomes de forme très arrondie (VIII); nous n'avons observé ni sphères directrices, ni filament nucléaire.

Dans la graine mûre, l'albumen ne comprend qu'une assise de cellules autour des cotylédons et compte au maximum une dizaine d'assises vers la base de la radicule.

Cet albumen est aleurique et oléagineux. Les grains d'aleurone, sans cristalloïde et avec un globoïde diffus constitué par quelques fines granulations d'un sel calcique, vraisemblablement de l'oxalate de calcium, sont polyédriques, rarement arrondis, et pressés les uns contre les autres (IV, V). L'assise de cellules la plus externe ou assise protéique est différenciée des autres par son contenu finement granuleux et par la taille moindre de ses cellules.

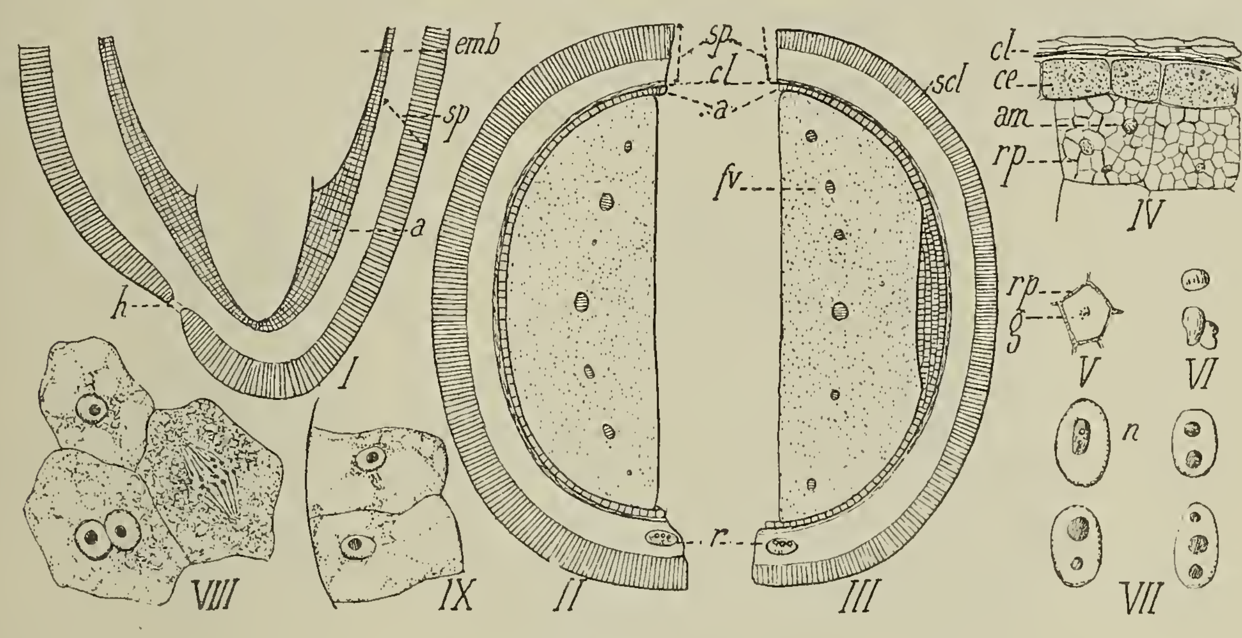


Fig. 131.

Développement de l'albumen — I, section longitudinale de la graine de l'*Hippophae rhamnoides*; II, section transversale de cette graine; III, section transversale de la graine de *Shepherdia argentea* (dessins schématiques); sp, spermoderme; cl, couche lamelleuse; a, albumen; r, raphé; IV, cellules de l'albumen de l'*H. rhamnoides*, (couches externes); ce, couche externe de l'albumen à grains d'aleurone très petits; am, amidon; rp, réseau protoplasmique délimitant les grains d'amidon; gr. 180; V, un grain d'aleurone; g, globoïde granuleux; VI, amidon; VII, noyaux de l'albumen de l'*Elaeagnus pungens;* VIII et IX, cellules de l'albumen transitoire de l'*E. pungens*, vues de face, de l'intérieur du sac embryonnaire, et en section transversale; gr. 180.

b) Dans le genre *Shepherdia*, l'albumen évolue comme dans le genre *Hippophae*, mais il acquiert un plus grand développement: dans la graine mûre (fig. 131, III) il forme au dos des cotylédons deux amas longitudinaux réunis entre eux par une pellicule à une seule assise de cellules.

c) Chez les *Elaeagnus* (*E. pungens*, *E. umbellata*, *E. multiflora*), l'albumen se développe encore beaucoup moins que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*. Dans la jeune graine, il est réduit à une seule couche de cellules à parois très minces (fig. 131, IX), à contenu excessivement clair et vacuolaire vers l'intérieur du sac, et pourvues de 1 ou 2 noyaux appliqués contre leur face externe; cet albumen disparaît complètement pendant la maturation de la graine.

3⁰ Digestion du nucelle.

a) **Genre Hippophae.** Nous savons que le nucelle est ellipsoïde, composé de 7 à 8 assises de cellules disposées assez régulièrement autour du sac embryonnaire et qu'il contient de nombreux cristaux d'oxalate de calcium: tablettes, prismes monocliniques, aiguilles. Après la fécondation, par suite de l'allongement du sac embryonnaire, le nucelle est étiré suivant l'axe

de l'ovule et ne tarde pas à subir l'action diastasique de l'albumen; cette action est surtout active sur les parois latérales du sac, les cellules de la calotte et celles de la base du nucelle montrant une résistance remarquable à cette action; enfin, elles finissent elles-mêmes par disparaître complètement vers le 15 juillet: il n'y a donc pas d'hypostase dans la graine.

A ce moment (fig. 132, III et IV), l'embryon est encore très petit, long de 1,5 mm environ, et il ne reste plus trace des cristaux d'oxalate de calcium du nucelle. Nous ne savons pas quelle est la suite des transformations de cette substance, mais on peut supposer

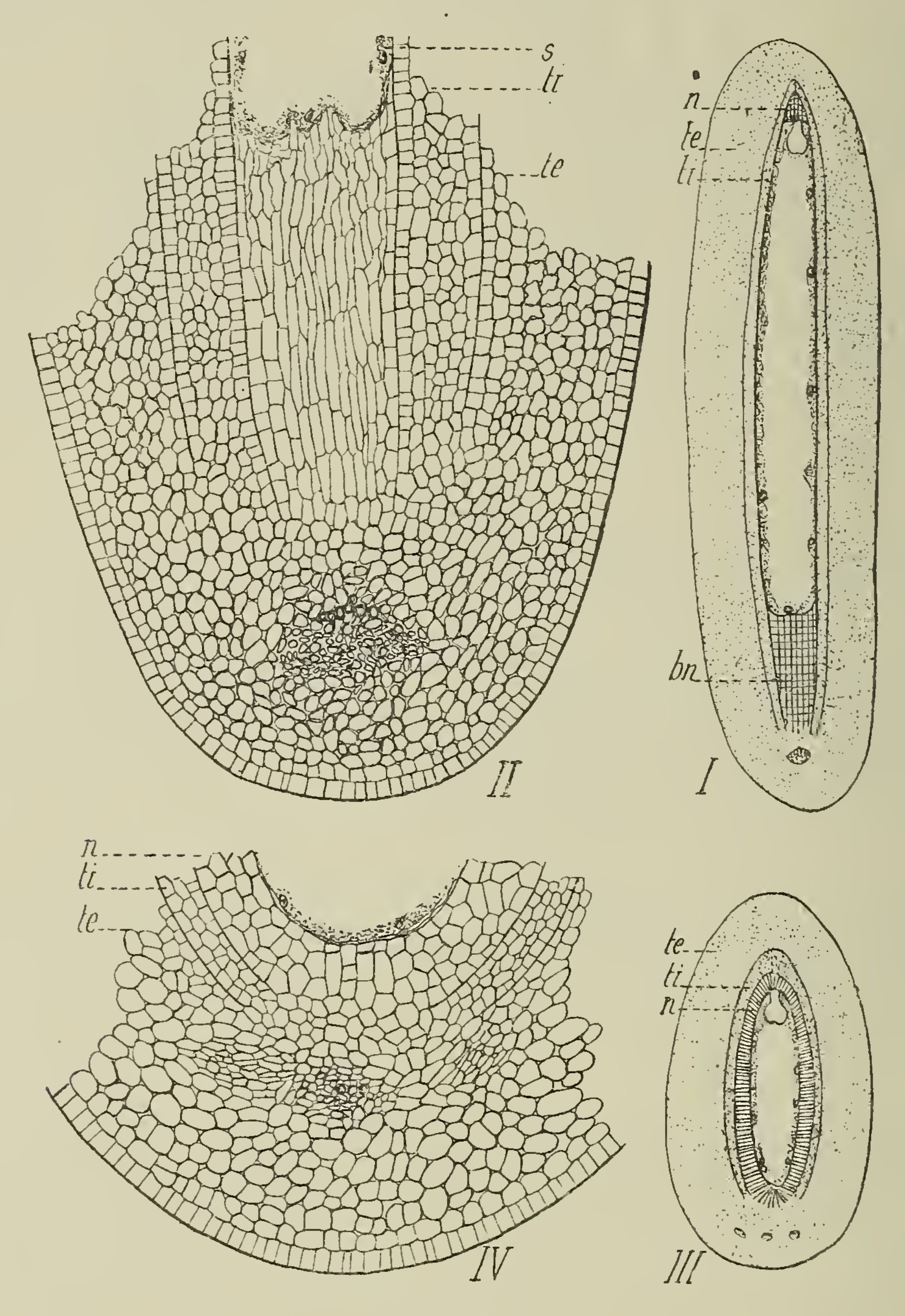


Fig. 132.

Digestion du nucelle — I, section longitudinale d'une jeune graine de l'*Elaeagnus umbellata* montrant les deux tronçons nucellaires n et bn: gr. 20; II, base de la graine représentée en I; gr. 100; s, assise interne du tégument interne; III, jeune graine de l'*Hippophae rhamnoides*, en section longitudinale, montrant la digestion progressive du nucelle dans toutes ses parties; gr. 20; IV, base de la graine précédente; gr. 100.

qu'une partie tout au moins de son élément calcique sert à la formation des sels de chaux que l'acide sulfurique révèle dans les cotylédons et les cellules de l'albumen (formation de quelques aiguilles de sulfate de calcium répandues dans la préparation). Nous n'avons pas observé de cristaux d'oxalate de calcium dans

les cellules cotylédonaires; toutefois ce sel constitue vraisemblablement les fines granulations minérales que l'on trouve parfois en petite quantité dans les grains d'aleurone.

Quoi qu'il en soit, il demeure bien acquis que l'oxalate de calcium peut être redissous par la plante comme l'ont déjà établi Schimper[1]), Alberti[2]), Kraus (56), Wahrlich (111), mais nous ne saurions affirmer que ce sel est décomposé et utilisé par la plante à la façon d'une substance de réserve; s'il en arrive parfois ainsi, comme on l'a prétendu, d'autres observations que nous avons faites sur la digestion des téguments de l'ovule de l'*E. umbellata* et que nous mentionnerons ci-après, nous portent plutôt à croire que ce sel, après avoir été dissous, peut être transporté de toute pièce en d'autres points, sans subir de modifications chimiques. D'après Kraus (56), l'oxalate de calcium serait en effet lentement soluble dans les acides végétaux ordinaires et même dans leurs sels.

b) **Genre Shepherdia.** La disparition du nucelle se fait comme dans *Hippophae rhamnoides;* cependant cette partie de l'ovule ne contient pas d'oxalate de calcium.

c) **Genre Elaeagnus.** Nous avons déjà fait remarquer que le nucelle était beaucoup plus étroit que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; ce caractère s'exagère encore après la fécondation, et, de très bonne heure, le sac embryonnaire arrive par ses parois latérales au contact du tégument interne; le nucelle se trouve alors découpé en deux tronçons situés, l'un au sommet, l'autre à la base du sac embryonnaire (fig. 132, I et II). Ces deux tronçons subsistent très longtemps et ne disparaissent qu'après les couches les plus externes du tégument interne; c'est-à-dire lorsque l'embryon a déjà acquis un fort développement et que l'albumen va être digéré à son tour pour servir à l'accroissement de l'embryon. En aucun moment, on ne voit apparaître de cristaux d'oxalate de calcium dans le nucelle des ovules des *Elaeagnus*.

4⁰ Modifications apportées aux téguments. Formation du spermoderme.

a) **Genre Hippophae** (*H. rhamnoides*). La structure des téguments de l'ovule se modifie considérablement pendant la maturation de la graine.

Quelques semaines après la fécondation (1er juin), nous avons fait les observations suivantes: α) Tégument externe: 1⁰ les cellules de l'épiderme de l'ovule (fig. 133, I) se sont beaucoup allongées perpendiculairement à la surface externe et leur contour extérieur est devenu sinueux; 2⁰ l'assise cellulaire sous-jacente a subi 3—4 cloisonnements tangentiels, comme l'assise sous-épidermique interne; 3⁰ les cellules de la région moyenne ont beaucoup grossi et se sont arrondies de façon à ménager de nombreux méats.

[1]) A. F. W. Schimper: Ueber Kalkoxalat in den Laubblättern. Bot. Zeit., t. XLVI, no. 5 à 10 (1888).

[2]) A. Alberti: L'ossalato di calcio nelle fogli. Boll. Soc. ital. dei microsc. Anno I, vol. I, fasc. 1—2.

β) Tégument interne. Le tégument interne, ayant été étiré par l'allongement du sac embryonnaire, ne paraît plus formé que de 3 ou 4 assises de cellules au lieu de 5 ou 6; son assise la plus interne continue à présenter de petits éléments avec un protoplasma très dense, tandis que les assises les plus externes ont fortement grossi leurs cellules, maintenant plus volumineuses que celles du tégument externe et ne renfermant plus qu'un contenu excessivement clair: ces cellules sont évidemment en régression. Enfin, entre le tégument interne et le nucelle, entre le tégument externe et le tégument interne, existent de minces lames de cutine.

Vers la mi-juillet (fig. 133, I, II), le nucelle est complètement digéré et l'albumen arrive en contact avec le tégument interne dont l'épiderme intérieur, différencié comme on sait, semble s'opposer à l'action diastasique de l'albumen et digérer lui-même

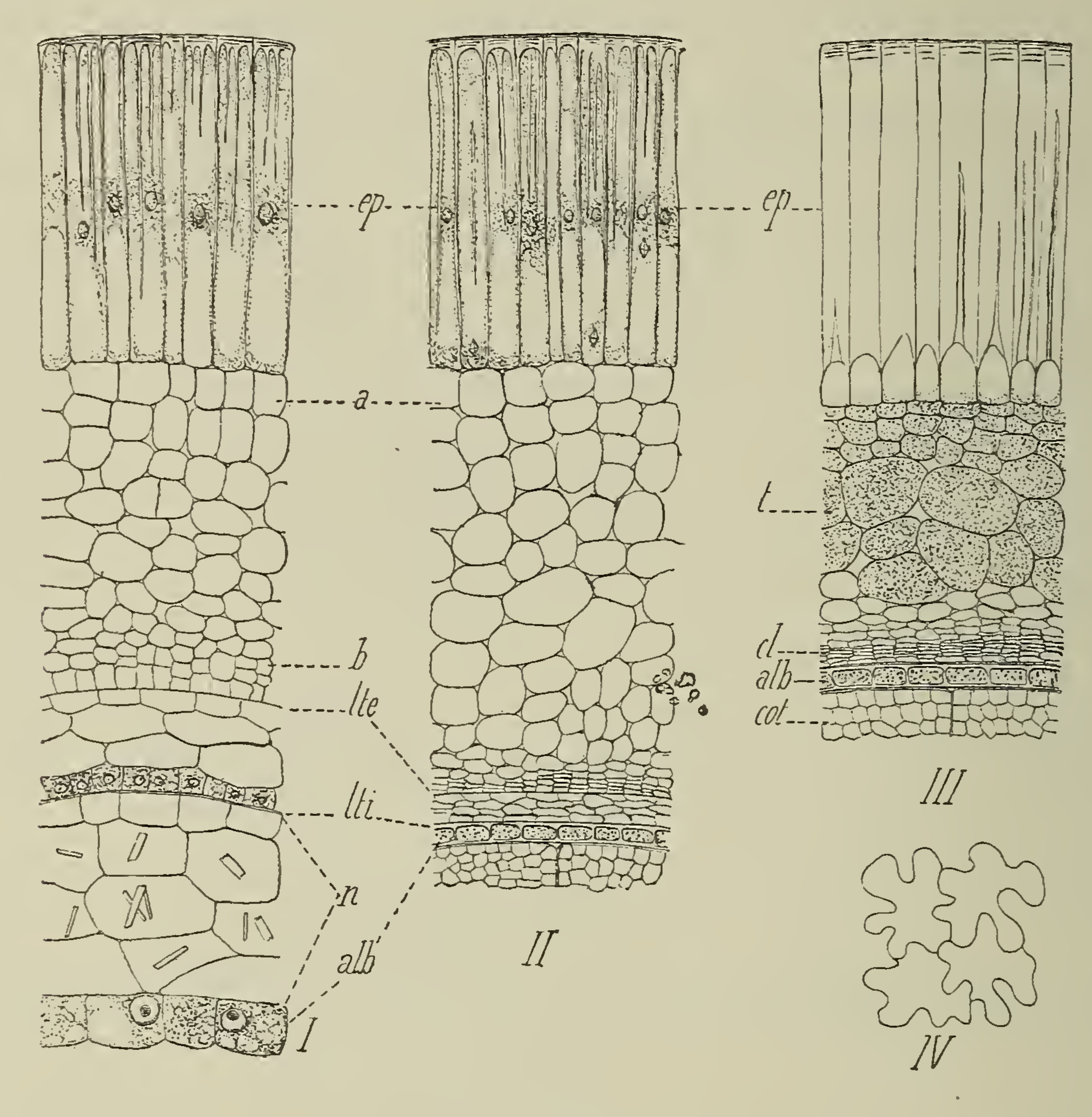


Fig. 133.

Formation du tégument de la graine chez *Hippophae rhamnoides* — I, section transversale, dans sa région moyenne, d'une jeune graine, au 1er juin; alb, albumen; n, nucelle; lti, limite interne du tégument interne de l'ovule; te, limite externe de ce tégument; b, cloisonnement de l'assise épidermique interne du tégument externe; a, cloisonnement de l'assise sous-épidermique externe; ep, épiderme; II, le spermoderme au 15 juillet; III, le spermoderme à la maturité de la graine (15 7bre); t, cellules tannifères; cl, couche lamelleuse provenant de l'écrasement du tégument interne et des parties voisines du tégument externe de l'ovule; gr. 60; IV, épiderme externe du spermoderme; gr. 100.

les assises externes du tégument interne ainsi que les cellules les plus internes du tégument externe; son action digestive continue donc celle de l'albumen, tandis que celui-ci organise ses réserves et se cloisonne.

Au 10 août, on constate α) dans le tégument externe: 1° que l'épiderme interne et les cellules sous-jacentes sont fortement aplaties; 2° que les cellules de la région moyenne demeurent très grosses et renferment des produits tanniques; 3° que les cellules de l'épiderme externe se sont beaucoup allongées; qu'elles ont considérablement épaissi leurs parois externes et latérales, leurs parois internes demeurant minces; enfin, qu'elles contiennent quelques octaèdres d'oxalate de calcium; β) dans le tégument interne, que ce tégument est très mince, que ses cellules internes sont en régression et étirées tangentiellement, et que les plus externes sont mortes, aplaties et vides.

Dans la seconde quinzaine de septembre (III), les téguments de la graine acquièrent leur structure définitive. Le tégument interne et la partie adjacente du tégument externe provenant du cloisonnement de l'assise sous-épidermique interne sont alors écrasés et ne forment plus qu'une mince couche lamelleuse où l'on ne distingue aucun élément cellulaire. Le spermoderme, de couleur brun foncé et très dur, est composé de l'extérieur vers l'intérieur: 1° d'une assise de cellules prismatiques allongées et très étroites, à parois cellulosiques fortement épaissies sauf du côté interne, de contour très sinueux quand on les examine par leur face libre, et recouvertes d'une mince couche de cutine; leur cavité cellulaire est vide ou du moins ne contient que quelques résidus protoplasmiques et tanniques comme toutes les autres cellules du spermoderme; quant aux octaèdres d'oxalate de calcium, ils ont totalement disparu. Ces cellules occupent environ la moitié de l'épaisseur de l'enveloppe de la graine et lui donnent sa rigidité (longueur, 0,5 mm); 2° de 3—4 assises de cellules aplaties tangentiellement, contenant des produits brunâtres d'où provient, par transparence de la couche externe, la coloration du tégument; 3° de 4—5 assises de grosses cellules arrondies, à parois minces et de couleur jaunâtre; 4° enfin de la couche lamelleuse interne. Nous rappellerons en outre que le hile est très ouvert et que la graine porte latéralement par rapport à son plan de symétrie deux légers sillons extérieurs imprimés par les nervures marginales et médiane de l'ovaire comprimé entre la graine et les parois du faux-fruit. Les graines des différentes sous-espèces de l'*Hippophae rhamnoides* ont la même structure générale et ne présentent entre elles que de légères différences portant sur les dimensions des cellules, l'épaisseur de leurs parois et la teinte du tégument.

b) **Genre Shepherdia.** Le développement du spermoderme se fait d'une façon identique dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia* et les graines sont de même forme; cependant nous ferons remarquer que chez les *Shepherdia*: 1° la couche épidermique externe du tégument est moins haute, moins rigide que dans le genre *Hippophae* (hauteur de 220—250 μ); 2° les cellules internes du spermoderme sont toutes aplaties tangentiellement; 3° le tégument interne contient de l'oxalate de calcium sableux et le tégument externe des octaèdres (*Sh. rotundifolia*), mais ces dépôts dispa-

raissent pendant la maturation de la graine; 4° le spermoderme est de couleur jaune clair.

c) **Genre Elaeagnus**. Le développement du spermoderme se fait de deux façons différentes suivant que l'épiderme interne de la secondine résiste ou non à l'action digestive de l'albumen, d'où deux cas à examiner:

A. L'épiderme interne de la secondine résiste à l'action digestive de l'albumen. Prenons comme type *E. umbellata* (fig. 134). Après la fécondation: 1° le tégument interne, limité intérieurement et extérieurement par deux lames de cutine, a une épaisseur de 5—6 assises de cellules; l'épiderme interne est formé de petites cellules à contenu très dense; les cellules situées plus à l'extérieur ont un protoplasme dilué et renferment de nombreux petits octaèdres d'oxalate de calcium; 2° le tégument externe est épais d'une douzaine d'assises cellulaires; au-dessous des deux épidermes, on distingue 3—4 assises d'éléments disposés en séries radiales et provenant du cloisonnement tangentiel des cellules sous-épidermiques.

Pendant le développement du spermoderme, on voit que l'épiderme interne de la secondine digère les cellules les plus externes du tégument interne et les plus internes du tégument externe; ces cellules se vident et s'aplatissent; les cristaux d'oxa-

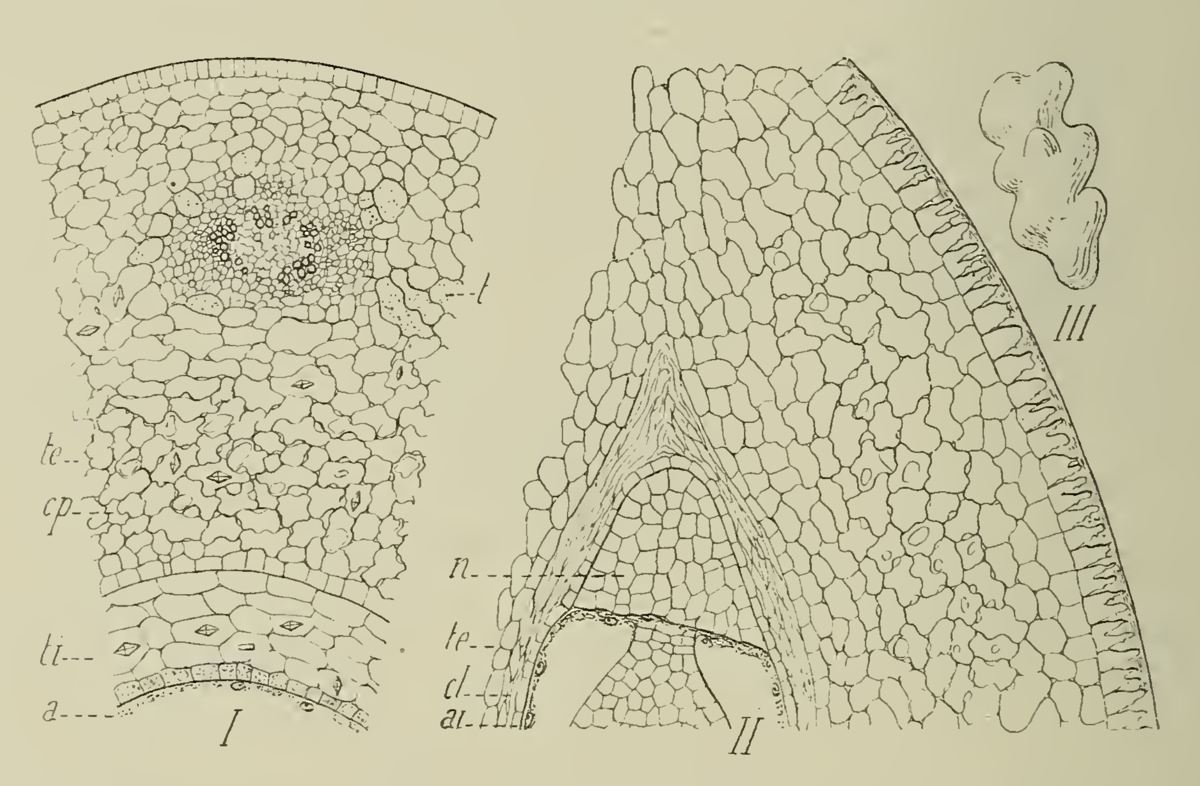


Fig. 134.

Digestion du nucelle et du tégument interne de l'ovule — Rôle de l'épiderme interne du tégument interne (*Elaeagnus umbellata*) — I, section transversale d'une jeune graine; cp, cellules plissées; autres lettres comme dans la fig. 132; II, section longitudinale de la graine à un stade plus avancé que dans la fig. I: l'assise ai du tégument interne est demeurée active, tandis que les assises plus externes de ce tégument sont en partie digérées; gr. 60; III, une cellule plissée cp; gr. 200.

late de calcium sont dissous et leur substance semble passer à l'intérieur du sac embryonnaire, car, lorsque la graine est mûre (I, II), on trouve entre les cotylédons et les téguments de petites amandes cristallines (sphérocristaux) formées par de fines aiguilles d'oxalate de calcium. L'oxalate serait donc simplement dissous et celui

qui ne serait pas employé par les cotylédons (globoïdes des réserves aleuriques ?) se déposerait entre eux et le spermoderme.

La digestion du tégument interne est bien opérée par son épiderme interne et non par l'albumen, car on voit cette digestion s'effectuer tout autour de la calotte nucellaire encore persistante (II), et par conséquent là où l'action de l'albumen ne peut se faire sentir. Pendant ce temps, les cellules du tégument externe élaborent des substances tanniques, se bossellent, prennent des formes très irrégulières, surtout dans la région interne; les cellules de l'épiderme externe s'allongent perpendiculairement à la surface de la graine et épaississent beaucoup leurs parois extérieures et latérales.

Lorsque la graine est mûre (fig. 135, I), le spermoderme est donc composé par une partie du tégument externe et par l'assise interne de la secondine au-dessous de laquelle se trouve une couche lamelleuse résultant de l'écrasement des tissus appartenant aux deux téguments de l'ovule.

Au type *E. umbellata*, on peut rattacher: 1⁰ *E. multiflora* dont les téguments de l'ovule ne contiennent jamais de cristaux d'oxalate de calcium; 2⁰ *E. hortensis*, dont les enveloppes ovulaires renferment aussi des cristaux d'oxalate de calcium, mais dont les cellules externes du spermoderme conservent des parois minces; ce fait peut être expliqué en remarquant que la graine est incluse dans une coque épaisse et dure protégeant très suffisamment à elle seule l'embryon.

Dans les plantes de ce premier groupe A, il se forme donc une assise digestive, comme chez les Composées et les Borraginées; toutefois il faut remarquer que chez les Eléagnacées, l'ovule est bitegminé, tandis qu'il est monotegminé dans les deux autres familles que nous venons de citer.

B. L'épiderme interne de la secondine ne résiste pas ou résiste très peu à l'action digestive de l'albumen. Ce cas est celui qui nous a paru le plus fréquent chez les *Elaeagnus*. Prenons comme type *E. pungens*.

Au moment où l'albumen a digéré le nucelle: 1⁰ l'épiderme interne de la secondine ne se fait plus remarquer par la grande densité de son contenu protoplasmique et toutes les cellules du tégument interne ont sensiblement le même aspect; 2⁰ le tégument externe présente la même constitution générale que chez *E. umbellata*, mais on remarque une grande abondance de tannin dans son épiderme externe et dans sa moitié interne, tandis que les octaèdres et les tablettes d'oxalate de calcium abondent dans sa moitié externe.

A partir de ce stade, on voit: a) que le tégument interne puis les assises les plus internes du tégument externe sont progressivement atrophiés et réduits à une couche lamelleuse; b) que les cellules subsistantes du tégument externe deviennent très irrégulières, se vident et s'aplatissent ainsi que les cellules de l'épiderme externe lesquelles paraissent tabulaires sur une section transversale

de la graine et sinueuses quand on observe leur face libre; c) que l'oxalate de calcium a totalement disparu pendant la maturation de la graine (fig. 135, III).

A ce mode de développement, on peut rattacher les graines de l'*E. conferta, E. glabra, E. lanceolata, E. macrophylla, E. argentea,* etc.; mais en faisant les remarques suivantes: 1° dans *E. argentea,*

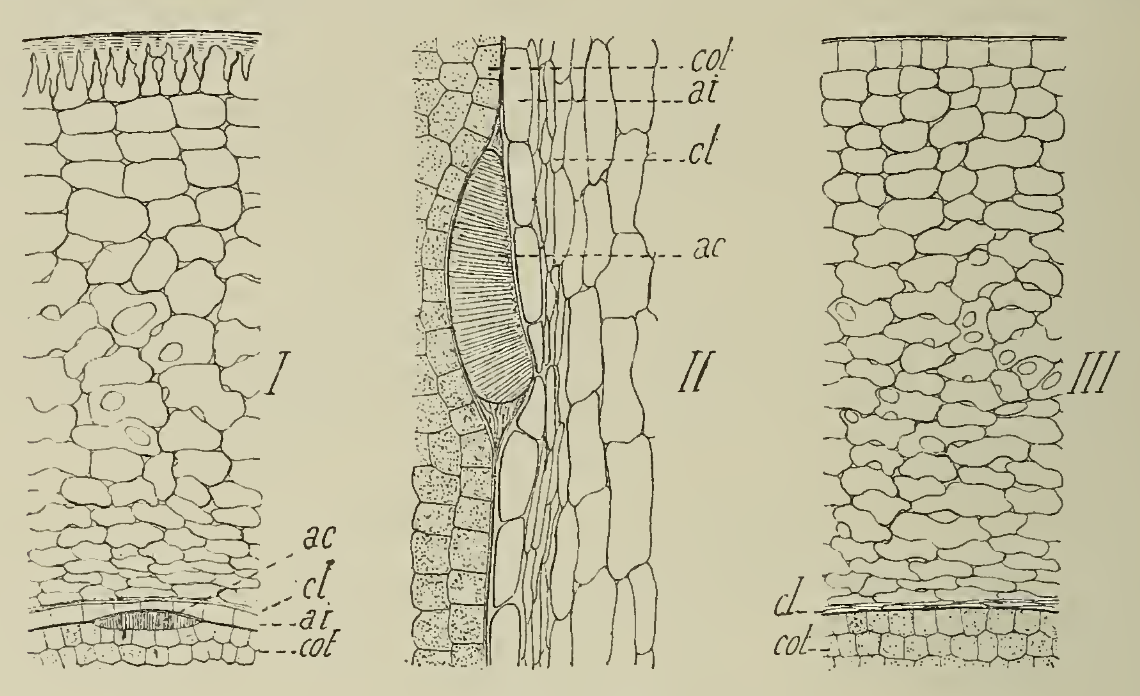


Fig. 135.

Tégument de la graine mûre — I, *Elaeagnus umbellata;* ac, amande cristalline d'oxalate de calcium située entre l'embryon et l'assise persistante ai, du tégument interne de l'ovule: gr. 60; II, section longitudinale du tégument de la même graine; gr. 120; III, spermoderme de l'*E. pungens* (lettres comme dans la fig. 132).

l'épiderme interne de la secondine subit quelques cloisonnements tangentiels et retarde ainsi l'action dissolvante de l'albumen; 2° dans *E. conferta,* les cellules externes du spermoderme ne sont pas aplaties et à parois minces; elles sont allongées et leurs parois latérales sont fort épaisses.

Enfin, si nous comparons la graine des *Elaeagnus* à celle des *Shepherdia* et à celle des *Hippophae,* nous verrons qu'elle est de forme beaucoup plus allongée et que son tégument, parcouru aussi par deux sillons longitudinaux, est bien moins coriace; l'embryon est cependant à peu près également protégé dans les 3 genres, car, si le tégument de la graine est relativement mince dans le genre *Elaeagnus,* on sait que ce tégument est doublé extérieurement par le noyau de l'induvie ou faux-fruit, noyau qui n'existe pas dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia.*

En résumé, chez les Eléagnacées, la graine est petite, globoïde ou fusoïde, à tégument lisse, portant latéralement 2 légers sillons imprimés par les faisceaux vasculaires de l'ovaire, innervé par un seul faisceau vasculaire parcourant le raphé et se terminant brusquement par une courte digitation à la chalaze; elle est dépourvue de périsperme, faiblement albuminée (genres *Shepherdia* et *Hippophae*) ou exalbuminée (genre *Elaeagnus*) et contient un embryon droit, charnu, à deux cotylédons et à radicule dirigée vers le micropyle. Nous réunissons dans le tableau analytique suivant les résultats les plus saillants de notre étude sur l'albumen et les téguments des graines des Eléagnacées.

Anatomie comparée de la graine (albumen et téguments).

ines non incluses dans un oyau protecteur, luisantes, le forme ovoïde, terminées n bec du côté de la radicule, micropyle largement ouvert, parcourues latéralement ar 2 sillons longitudinaux ien marqués; tégument éminal très résistant, coriace, pais de 0,4—1 mm, limité xtérieurement par une assise le cellules très allongées adialement, à parois cellulosiques très épaisses vers extérieur et sur les côtés, ninces vers l'intérieur, non ourvues latéralement de arges ponctuations; graine nûre pourvue d'un peu l'albumen aleurique et oléagineux (1 assise en certains points, et 4—10 en d'autres égions).

- Albumen ne formant pas des bandes longitudinales, épaisses de 4—10 assises de cellules, au dos des cotylédons; cellules de l'assise externe du tégument séminal hautes de 300 à 400 μ . . . . **Genre Hippophae.**
- Albumen formant 2 bandes épaisses de 4—10 assises de cellules au dos des cotylédons, lesquels se trouvent excavés; cellules de l'assise externe du tégument séminal hautes de 180—250 μ (tégument moins coriace que celui des *Hippophae*): **Genre Shepherdia.**
  - Cellules du tégument contenant des tannoïdes prenant une couleur noirâtre pendant la dessication de la graine. laquelle est d'un brun noirâtre . . . . *Sh. canadensis* Nutt.
  - Cellules du tégument contenant des tannoïdes prenant une couleur jaunâtre pendant la dessication des graines, lesquelles sont jaunâtres.
    - Graines longues de 4 mm . . *Sh. argentea* Nutt.
    - Graines longues de 7—9 mm . *Sh. rotundifolia* Parry

aines incluses dans un noyau protecteur, garni d'un épais feutrage de poils à l'intérieur quand il est membraneux, et presque glabre quand il est scléreux, de forme très allongée, fusoïde: parcourues latéralement par deux sillons longitudinaux peu visibles (empreintes des faisceaux vasculaires de l'ovaire), à micropyle très peu ouvert; tégument séminal membraneux, épais de 0,17—0,3 mm, limité extérieurement par une assise de cellules à parois peu épaisses ou portant latéralement de larges ponctuations:
Genre Elaeagnus.

- Cellules de l'assise externe du tégument séminal, étroites et allongées, à parois latérales épaisses et pourvues de larges ponctuations; hauteur de ces cellules: 50—110 μ
  - *E. umbellata* Thbg.
  - *E. multiflora* Thbg.
  - *E. conferta* Roxb.
- Cellules de l'assise externe du tégument séminal aussi larges ou plus larges que hautes (coupe transversale perpendiculaire à l'axe de la graine)
  - Tégument séminal limité intérieurement et extérieurement par 1 rangée de cellules rigides, également hautes: 18—20 μ et entre lesquelles se trouvent des cellules vides plus ou moins écrasées, la rangée interne correspond à l'épiderme interne du tégument interne de l'ovule . . . . *E. hortensis* M. B.
  - Graines ne présentant pas ce caractère
    - Cellules épidermiques extérieures, hautes de 20—30 μ; tégument épais de 0,2 mm . .
      - *E. glabra* Thbg.
      - *E. pungens* Thbg.
      - *E. lanceolata* Warb.
    - Cellules épidermiques extérieures, hautes de 35 μ; tégument épais de 0,3 mm . . . . . *E. macrophylla* Thbg.

III. Etude de l'embryon complètement développé.

L'embryon chez les Eléagnacées est droit, composé: 1° de deux cotylédons charnus à réserves abondantes et variables et appliqués l'un contre l'autre suivant le plan de symétrie de la graine; 2° d'une gemmule présentant l'ébauche de deux petites feuilles opposées, disposées en croix avec les feuilles cotylédonaires; 3° d'un axe hypocotylé et d'une radicule formant ensemble un massif conique très court dont la pointe est dirigée vers le micropyle.

Nous étudierons l'embryon, successivement dans les trois genres qui composent la famille des Eléagnacées, mais sans reprendre l'étude anatomique de l'hypocotyle et de la radicule dont la structure a été présentée avec celle de la plantule; puis nous rechercherons quelles sont les modifications subies par les cotylédons pendant la germination.

1° Morphologie et anatomie comparées.

A. Genre Hippophae. L'embryon de l'*H. rhamnoides* (fig. 138) a la forme générale précédemment décrite; il est ellipsoïde, massif, long de 3—4 mm, glabre, non stomatique dans toutes ses parties, et entouré d'une mince couche d'albumen.

On peut étudier l'ébauche du système vasculaire (bois et liber non différenciés), par transparence, après avoir fait macérer l'embryon pendant deux ou trois jours dans un mélange de gly-

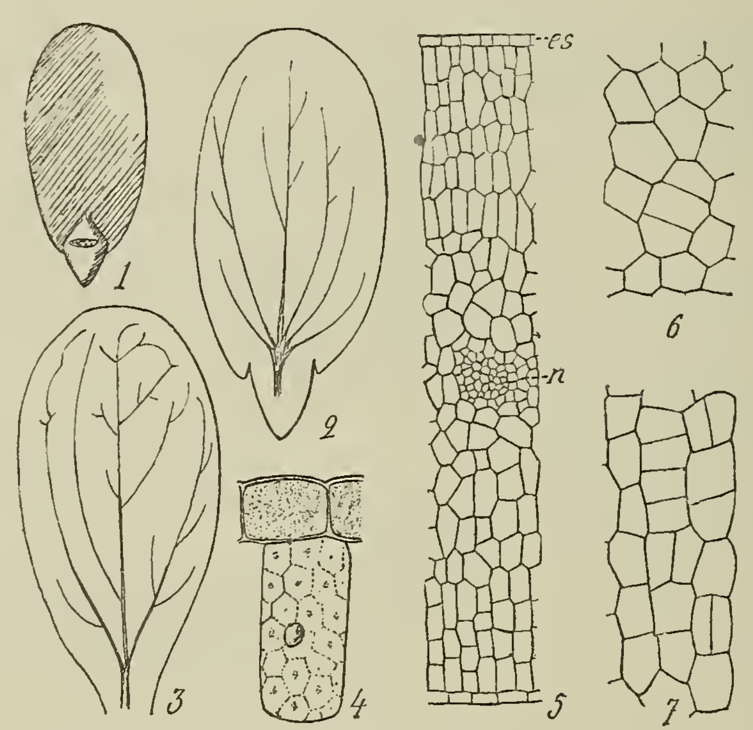


Fig. 136.

Embryon de l'*Hippophae rhamnoides* — 1, cet embryon auquel on a enlevé un cotylédon; 2, nervation du cotylédon inclus dans la graine (faisceaux procambiaux à éléments indifférenciés); 3, nervation du cotylédon développé, après la germination; 4 cellules épidermiques et cellule sous-épidermique du cotylédon; dans celle-ci on aperçoit: 1° le réseau protoplasmique délimitant les grains d'aleurone; 2° les granulations du globoïde et le noyau de la cellule; 5, section transversale du cotylédon non développé; gr. 50; 6, épiderme supérieur du cotylédon; 7, épiderme inférieur; gr. 120.

cérine (1 partie) et d'hydrate de chloral en solution concentrée (3 parties); l'examen devient encore plus facile si on amincit les cotylédons du côté externe, ce que l'on peut faire très facilement

sans toucher au système conducteur, car celui-ci est plus voisin de la face ventrale du cotylédon que de sa face dorsale. Quand on observe des cotylédons encore inclus dans la graine, leur nervation paraît surtout palmée (*2*); mais cet aspect se modifie sensiblement pendant la germination par suite de l'allongement du cotylédon vers sa base: les insertions des nervures primaires s'espacent entre elles et le type penné se superpose peu à peu au type palmé (*3*). Le pétiole, excessivement court, contient 2 faisceaux vasculaires juxtaposés, plus ou moins confondus et se continuant vers leur base par deux faisceaux libéro-ligneux de l'hypocotyle, lequel en contient 4 comme nous le savons déjà.

Une section transversale (*5*) effectuée dans la région moyenne du cotylédon a la forme d'un segment de cercle et offre à l'examen: 1° un épiderme de même hauteur sur tout le pourtour de la coupe et formé de petites cellules presque toujours aussi hautes que larges; vues de face (*6—7*), ces cellules sont subquadrangulaires et un peu allongées suivant la longueur du cotylédon; elles contiennent une substance finement granuleuse, aleurique et très oléagineuse; 2° un mésophylle bifacial formé dans la région médiane de 5—6 assises de longues cellules palissadiques placées au-dessous de l'épiderme supérieur et d'une douzaine d'assises de cellules polyédriques très peu allongées perpendiculairement aux épidermes; cependant l'assise ou les deux assises sous-jacentes à l'épiderme inférieur sont à demi palissadiques.

Cette structure, caractérisée par un grand développement du tissu palissadique, se retrouve dans les feuilles végétatives et ne peut être expliquée chez les cotylédons que par l'influence de l'hérédité, car on ne saurait faire intervenir l'action de la lumière; aussi nous paraît-elle constituer un caractère d'une grande valeur spécifique. Les cellules du mésophylle contiennent de l'huile grasse mais en moins grande quantité que dans l'épiderme, de l'aleurone, un noyau et un réseau protoplasmique; les grains d'aleurone sont polyédriques, pressés les uns contre les autres, sans cristalloïdes et renferment dans leur partie centrale un globoïde diffus formé par de minuscules granulations d'oxalate de calcium; 3° les sections des faisceaux vasculaires dont les éléments sont encore indifférenciés et contiennent un protoplasma très dense.

B. Genre Shepherdia. La structure générale de l'embryon et la nature de ses réserves sont les mêmes dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; cependant, chez les *Shepherdia*, on observe: 1° que les cotylédons sont un peu aplatis au dos par suite d'un épaississement correspondant de l'albumen; 2° que les cellules touchant à l'épiderme inférieur sont plus allongées que chez *H. rhamnoides*.

C. Genre Elaeagnus. Les embryons des *Elaeagnus* (fig. 137) sont plus allongés et beaucoup plus gros que ceux des *Shepherdia* et des *Hippophae*; cependant leur radicule est de grosseur relativement moindre; les plus petits sont ceux de l'*E. multiflora* et de l'*E. umbellata* (longueur inférieure à 1 cm); les plus grands sont ceux de: *E. conferta*, *E. hortensis*, *E. macrophylla* (longueur de

1,5—2 cm). La forme des cotylédons dépend de celle de la graine: vus par leur face supérieure, ils ont un contour rectangulaire, arrondi aux coins (*E. Gussoni, E. umbellata, E. pungens,* etc.); ils sont oblongs, élargis du côté de la radicule (*E. conferta, E. hortensis,* etc.), elliptiques, doublement aigus et étroits (*E. lanceolata, E. glabra, E. multiflora,* etc.).

Dans la plupart des graines, les deux cotylédons sont de même taille, de même forme, et plats sur leurs faces opposées, mais par anomalie, ils peuvent être légèrement tordus vers leur extrémité ou bien de grosseur un peu différente. Leur pétiole, excessivement court, semble inséré sur leur face supérieure, cependant il n'en est rien en réalité, car la feuille cotylédonaire présente à droite et à gauche du pétiole deux petits lobes qui se rejoignent intimement au-dessous du point d'insertion du pétiole et dont la ligne de séparation ne peut être distinguée qu'avec quelque attention.

La nervation des cotylédons est semblable à celle que nous avons observée chez *Hippophae rhamnoides,* mais les deux faisceaux vasculaires du pétiole sont plus distincts l'un de l'autre. Ces faisceaux ne sont pas encore différenciés dans les cotylédons les plus petits (*E. umbellata, E. multiflora*), tandis qu'ils ont un bois (vaisseaux annelés et spiralés) et un liber parfaitement organisés (fig. 137, *16*) dans les gros cotylédons (*E. macrophylla, E. pungens, E. glabra, E. Gussoni, E. triflora,* etc.).

La gemmule, généralement très courte, est parfois allongée, pyramidale (*E. conferta*), mais le caractère le plus intéressant offert par cette région de l'embryon consiste dans la présence de grosses écailles rousses sur les ébauches des deux premières feuilles dans *E. pungens* et *E. macrophylla* (*8, 9*). Partout ailleurs, la gemmule est glabre et les poils n'apparaissent sur l'épicotyle et les feuilles que pendant la germination.

La présence de poils sur une partie de l'embryon, déjà suffisamment protégée par les cotylédons et le tégument séminal, indique que la pubescence et la forme écailleuse des poils constituent des caractères parfaitement fixés par l'hérédité, et des plus constants dans la famille des Eléagnacées.

En section transversale, les cotylédons présentent rarement un mésophylle bifacial avec palissades (*17*) au-dessous de l'épiderme supérieur (*E. hortensis*); le plus souvent (*18*), le mésophylle est à structure centrique, composé de cellules polyédriques très peu allongées perpendiculairement aux épidermes; les cellules épidermiques sont toujours tabulaires, par conséquent moins hautes que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; le nombre des assises du mésophylle est variable avec la taille des cotylédons et augmente avec elle; ainsi on compte (région médiane) 20—21 assises dans *E. multiflora, E. umbellata,* etc.; 30—32 dans *E. glabra*; 35—36 chez *E. pungens, E. macrophylla, E. Gussoni, E. lanceolata*; 45—48 chez *E. ferruginea, E. triflora, E. conferta.*

D'après leurs réserves, les embryons des *Elaeagnus* peuvent être classés en trois groupes distincts, en faisant toutefois abs-

traction de l'épiderme lequel est toujours aleurique et oléagineux (les grains d'aleurone sont constitués comme chez *Hippophae rhamnoides*, et l'huile colorable en rouge par la teinture d'Alkanna est également insoluble dans l'alcool comme dans cette espèce: 1⁰ Embryons à réserves amylacées et

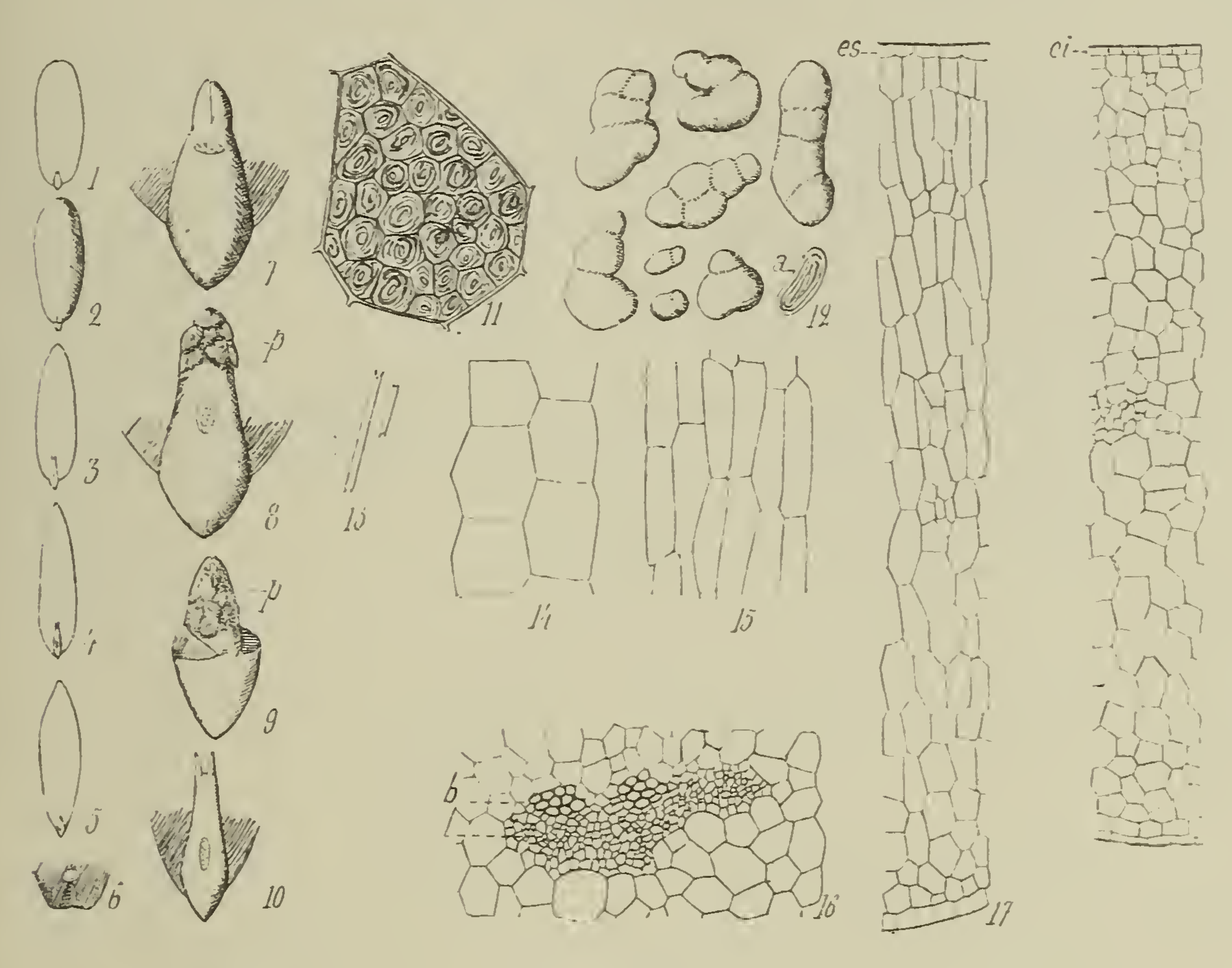


Fig. 137.

Embryons des *Elaeagnus* — 1, 2, *E. pungens*: 1, face ventrale du cotylédon; 2, face dorsale; 3, *E. conferta*; 4, *E. hortensis*; 5, *E. glabra*; 6, base d'un cotylédon montrant le point d'attache à l'axe hypocotylé et l'échancrure logeant la radicule; 7, gemmule et radicule de l'*E. umbellata*; 8, *E. pungens*; p, poils écailleux; 9, *E. macrophylla*; 10, *E. conferta*; 11, cellule cotylédonaire à réserve amylacée de l'*E. conferta*; 12 (sauf a qui appartient à *E. triflora*), grains d'amidon composés des cotylédons de l'*E. pungens*; 13, cristaux d'oxalate de calcium des cotylédons de l'*E. conferta*; 14 et 15, épidermes supérieur et inférieur des cotylédons de l'*E. Gussoni*; 16, nervure médiane des cotylédons de l'*E. conferta* (bois et liber différenciés); 17, section transversale d'un cotylédon de l'*E. hortensis*; 18, d'un cotylédon de l'*E. conferta*.

sans aleurone (*E. macrophylla*, *E. pungens*, *E. glabra*, *E. lanceolata*, *E. triflora*, *E. ferruginea*, *E. conferta*, *E. Gussoni*, etc.). Les grains d'amidon sont généralement simples, pressés les uns contre les autres avec un hile central quand ils sont desséchés (*11*); leur diamètre varie entre 12 et 15 μ. Chez *E. pungens*, à côté des grains simples, on trouve un grand nombre de grains composés, de formes diverses et parfois très gros (*12*). 2⁰ Embryons à réserves aleuriques et oléagineuses. Ce groupe ne comprend que l'*E. hortensis*; cette espèce se rapproche donc des genres *Hippophae* et *Shepherdia*, à la fois par la structure de ses cotylédons (mésophylle bifacial) et par la nature de leurs réserves. 3⁰ Embryons à réserves aleuriques, oléagineuses et amylacées (*E. multiflora* et *E. umbellata*). Les réserves sont surtout constituées par des grains

d'aleurone et par de l'huile, mais il existe aussi quelques grains d'amidon.

A la suite de cette étude sur les réserves de l'embryon, nous ferons remarquer que l'huile est plus abondante chez les Eléagnacées à feuilles caduques et les mieux adaptées au froid que chez les plantes de la même famille à feuilles persistantes et plus méridionales. D'autre part, si nous nous souvenons que la germination est particulièrement rapide pour les espèces contenant de l'huile: *Hippophae, Shepherdia, E. hortensis*, etc., il devient évident que les réserves oléagineuses plus fréquentes chez les espèces septentrionales que chez les espèces méridionales, sont aussi celles qui leur conviennent le mieux puisqu'elles correspondent à un développement plus hâtif, bien en rapport avec la courte durée de la belle saison.

Afin de résumer les résultats de nos recherches sur l'embryon, nous donnerons le tableau analytique suivant:

Anatomie comparée de l'embryon.

- Cotylédons avec plusieurs rangées de cellules palissadiques au-dessous de l'épi-erme supérieur; cellu-es du mésophylle lépourvues d'amidon, contenant en abon-lance de l'huile et de ;ros grains d'aleurone ;ans cristalloïdes avec n petit globoïde cen-tral diffus; cellules ·pidermiques à petits rains d'aleurone et à gouttelettes d'huile; ·piderme inférieur un peu plus haut que l'épiderme supérieur; ıauteur de l'épiderme supérieur: 15—25 μ
  - Face externe de la feuille cotylédonaire un peu creusée dans la région moyenne par suite de la présence d'un albumen persistant; 3 assises de cellules palissadiques au-dessous de l'épiderme supérieur, occupant environ un quart de l'épaisseur totale du mésophylle; 1 assise de cellules palissadiques contre l'épiderme inférieur; épiderme supérieur haut de 22 μ; épiderme inférieur haut de 30 μ — **Genre Shepherdia.**
  - Face externe de la feuille cotylédonaire non concave
    - 6 assises de cellules palissadiques sous l'épiderme supérieur et une contre l'épiderme inférieur; mésophylle épais de 16 rangées de cellules; embryon long de 4—5 mm; épiderme supérieur haut de 20 μ; épiderme inférieur haut de 25 μ — **Genre Hippophae.**
    - 3—4 assises de cellules palissadiques au-dessous de l'épiderme supérieur; pas d'assise palissadique contre l'épiderme inférieur; mésophylle épais de 25 rangées de cellules; épiderme supérieur haut de 15 μ; épiderme inférieur haut de 16—17 μ; embryon de 10—20 mm de longueur . . . . . *E. hortensis* M. B.
- otylédons à structure entrique sans cellules palissadiques, conte-ant toujours de l'ami-don, oléagineux ou ıon et très peu aleu-riques; épidermes supérieur et inférieur ensiblement de même auteur et très aplatis hauteur de 5—7 μ), renfermant de petits grains d'aleurone et es gouttelettes d'huile
  - Mésophylle dépourvu d'huile, bourré de gros grains d'amidon et presque sans aleurone (petits grains disséminés çà et là); vaisseaux du bois différenciés (v. annelés et spiralés)
    - Les deux petites feuilles de la gemmule abondamment recouvertes de gros poils écailleux roussâtres
      - Grains d'amidon simples, arrondis ou polyédriques; diamètre, 20—22 μ . . . . *E. macrophylla* Thbg.
      - Grains d'amidon le plus souvent composés et de formes variées; diamètre, 18—40 μ . . . . . . *E. pungens* Thbg.
    - Les deux petites feuilles de la gemmule sont glabres
      - Les 2 petites feuilles de la gemmule sont minuscules et portées par un épicotyle allongé; cotylédons un peu tordus vers le haut, insérés par un pétiole très étroit (l'étroitesse du pétiole se remarque aussi dans la feuille adulte . . . . *E. conferta* Roxb.
      - Epicotyle de la gemmule non allongé
        - Mésophylle épais de 35—38 assises de cellules; cotylédons larges de 5—5,5 mm, de contour ovale, arrondis aux extrémités . . . . *E. Gussoni* Gasp.
        - Mésophylle épais de 25—28 assises de cellules; cotylédons larges de 3—3,5 mm, de contour elliptique, subaigus aux deux extrémités . . . . *E. glabra* Thbg., *E. lanceolata* Warb.
  - Mésophylle contenant de l'huile, de gros grains d'aleurone et d'amidon; vaisseaux du bois non différenciés . . . . *E. multiflora* Thbg., *E. umbellata* Thbg.

2⁰ Modifications subies par les cotylédons pendant la germination.

A. Genre Hippophae. Pendant la germination, les cotylédons de l'*H. rhamnoides* acquièrent des dimensions doubles de celles qu'ils avaient dans la graine; ils se bombent à leur face supérieure (fig. 138), tandis qu'ils deviennent concaves à leur face inférieure; en outre, ils changent de forme à leur base où ils s'allongent beaucoup et s'atténuent pour se continuer sans démarcation nette avec un pétiole très court; ils perdent donc les deux pointes latérales qui enchâssaient la radicule. Ces cotylédons, comme on le sait, sont épigés, verdissent et persistent très longtemps: ils ne se dessèchent que lorsque la jeune plante possède une douzaine de feuilles environ. Leur système vasculaire se différencie en bois (v. annelés et spiralés) et en liber, de très bonne heure, avant même qu'ils ne soient complètement dégagés du tégument séminal; en même temps, les cellules épidermiques subissent quelques cloisonnements pour constituer de nombreux stomates suivant le mode que nous avons décrit chez les feuilles ordinaires. Ces stomates (*6—8*) sont légèrement inclus et dépassés par les cellules épidermiques voisines, de sorte que leur contour paraît polygonal et non arrondi (*5—7*); ils sont au moins aussi nombreux à la face supérieure du cotylédon qu'à sa face inférieure.

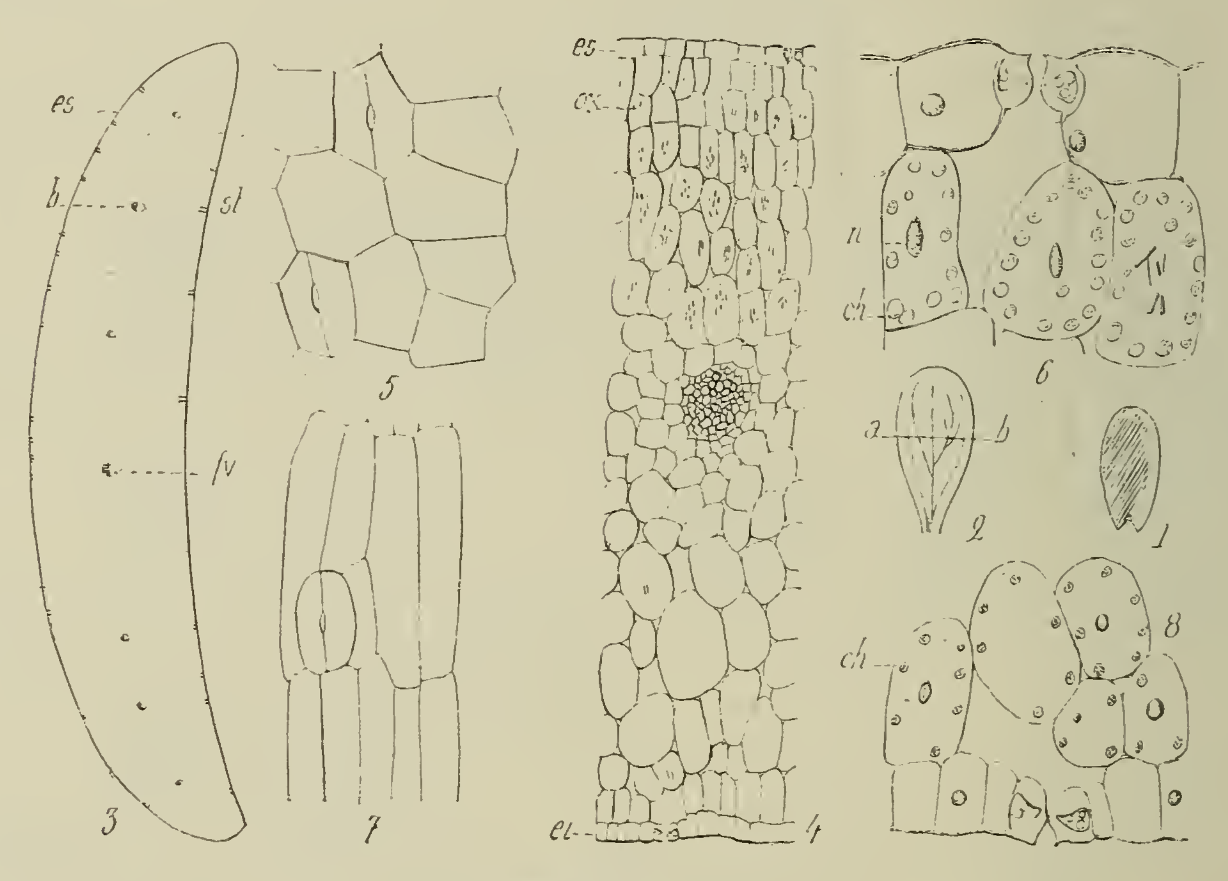


Fig. 138.

Développement des cotylédons pendant la germination (*Hippophae rhamnoides*) — I, cotylédon inclus dans la graine; 2, cotylédon développé en feuille; 3, 4, section transversale du cotylédon développé; fr, faisceau vasculaire; st, stomate; es, épiderme supérieur; 5, épiderme supérieur; 6, section transversale d'un stomate de l'épiderme supérieur; ch, grain de chlorophylle; n, noyau; gr. 180; 7, épiderme inférieur; 8, section d'un stomate de l'épiderme inférieur; gr. 180.

Si l'on fait des coupes dans un cotylédon après quelques jours de germination, alors qu'il commence à glisser dans la fente du tégument séminal, on observe: 1⁰ que les cellules épidermiques

se sont fortement développées en hauteur; que les cellules de l'épiderme supérieur sont ordinairement tabulaires et au moins aussi larges que hautes, tandis que les cellules de l'épiderme inférieur sont environ deux fois plus hautes que larges (*4*); que les cellules stomatiques ont la même forme que dans les feuilles, maïs qu'elles sont plus petites et environ deux fois moins hautes que leurs cellules annexes; que les épidermes ont perdu leur contenu finement granuleux et opaque pour devenir très clairs; 2° que les cellules du mésophylle se sont arrondies et laissent entre elles de nombreux méats; 3° que les grains d'aleurone, solubles dans l'eau, ont disparu; 4° que l'huile a été digérée à la périphérie du cotylédon (épiderme et assises cellulaires externes), tandis qu'elle subsiste en abondance dans la région centrale comme le démontre l'emploi de la teinture d'Alkanna (la digestion des réserves se produit donc sous l'action de diastases contenues dans l'épiderme); 5° que le verdissement s'est produit dans les régions périphériques, là où l'huile a disparu.

A mesure que le cotylédon vieillit, on voit s'y accumuler des aiguilles d'oxalate de calcium, surtout dans la moitié supérieure du mésophylle; c'est-à-dire dans la région où la chlorophylle a le plus d'activité; dans ce cas, il est donc très naturel de considérer l'oxalate de calcium comme une substance de déchet résultant des synthèses chlorophylliennes.

Comme les cotylédons semblent survivre à l'épuisement de leurs réserves, bien après la période où la jeune plante est susceptible de suffire elle-même à ses besoins, il faut admettre qu'ils fonctionnent pendant un certain temps de la même façon que les feuilles normales; ainsi que ces feuilles, ils tombent après la formation d'assises subéreuses à travers la base de leur pétiole.

B. Genre Shepherdia. Les modifications subies par les cotylédons des *Shepherdia* (*Sh. argentea*), sont les mêmes que celles qui viennent d'être passées en revue chez *Hippophae rhamnoides*.

C. Genre Elaeagnus. Nous avons étudié la germination de l'*E. multiflora* et de l'*E. hortensis*. Chez les *Elaeagnus*, le cotylédon ne subit pas dans sa forme les mêmes changements que dans les genres précédents: le limbe, au lieu de s'atténuer à la base, demeure toujours très distinct du pétiole et prend une forme de plus en plus sagittée à mesure qu'il se développe; en outre, il devient concave à la face supérieure et non convexe.

Toutes les remarques que nous avons faites chez *Hippophae rhamnoides*, et relatives à l'apparition et à l'organisation des stomates, à la digestion des réserves par voie centripète, à la formation de la chlorophylle, à l'apparition de l'oxalate de calcium s'appliquent aussi aux cotylédons des *Elaeagnus*; cependant un certain nombre d'observations particulières se rattachent à ces derniers organes. Ainsi: 1° les stomates (fig. 134, V—VII) ne sont pas inclus et sont même légèrement exserts à la face inférieure des cotylédons; 2° l'oxalate de calcium forme surtout des octaèdres dans la moitié supérieure du mésophylle et des

aiguilles dans la partie inférieure; 3° enfin, le pétiole étant suffisamment allongé peut être convenablement étudié: son épiderme, non stomatique est glabre (*E. hortensis*) ou porte quelques poils

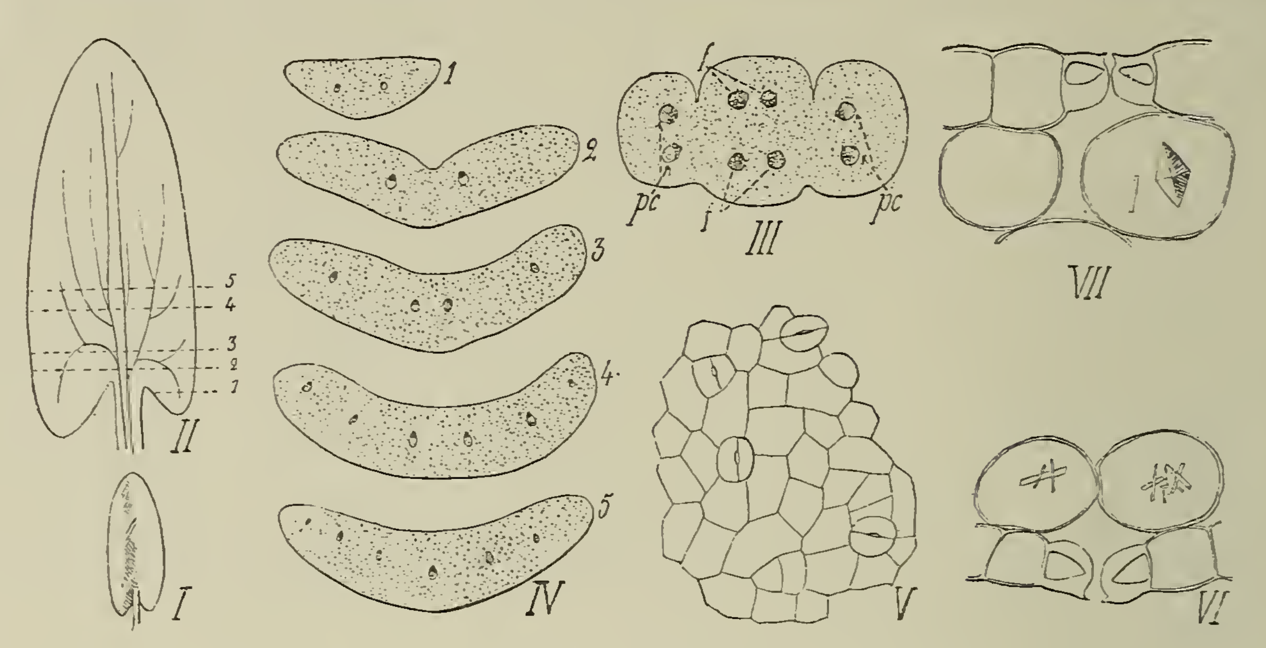


Fig. 139.
Développement des cotylédons (*Elaeagnus multiflora*) — I, cotylédon développé; II, nervation de ce cotylédon; III, section de la plantule au niveau de l'insertion des cotylédons; pc, faisceaux vasculaires correspondant aux cotylédons; f, faisceaux vasculaires correspondant à la première paire de feuilles normales; IV, 1—5, sections transversales de la feuille cotylédonaire aux niveaux 1. 2. . . . de la fig. II; V, épiderme inférieur du cotylédon; VI, section transversale d'un stomate de l'épiderme inférieur: gr. 180; VII, section transversale d'un stomate de l'épiderme supérieur; gr. 180.

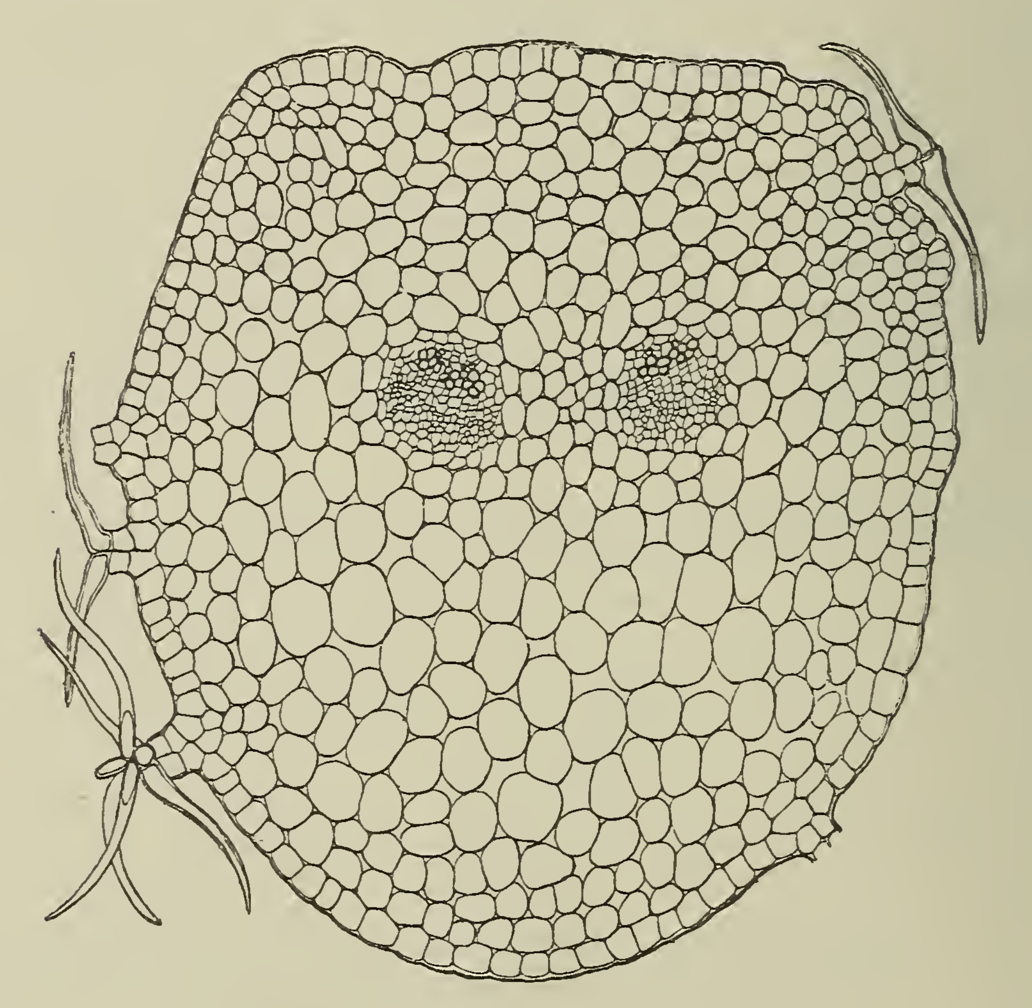


Fig. 140.
Pétiole du cotylédon développé de *Elaeagnus multiflora* (section transversale), gr. 70.

(*E. multiflora*), mais le limbe de la feuille cotylédonaire est toujours dépourvu de revêtement pileux comme dans toutes les Eléagnacées; son système vasculaire est formé de deux faisceaux libéro-ligneux

nettement séparés vers sa base. Chez *E. multiflora* (fig. 140), chacun de ces faisceaux demeure indivis dans le pétiole, tandis que chez *E. hortensis*, l'un d'eux peut se bifurquer; quoi qu'il en soit, en arrivant dans le limbe, ces faisceaux se ramifient et la nervation du cotylédon est mi-parallèle, mi-pennée; le plus souvent, l'une des nervures longitudinales prend plus d'importance que les autres et constitue une fausse nervure médiane.

L'étude que nous venons de faire complète nos premières recherches sur la germination, mais on estimera avec nous qu'elle ne pouvait être logiquement présentée qu'après celle de la graine et de l'embryon.

Chapitre VI.

Recherche des affinités.

I. Affinités de la famille des Eléagnacées.[1])

L'ensemble des caractères morphologiques, anatomiques et biologiques des Eléagnacées nous étant connu, il nous paraît utile d'appliquer ces connaissances à la recherche des affinités de cette famille; cependant bien des termes de comparaison vont nous manquer, faute de monographies complètes, et nous ne pourrons donner qu'une solution assez imparfaite du problème. Afin de les discuter ci-après, passons d'abord en revue les différentes opinions émises sur cette question par les botanistes qui s'en sont occupés.

Nous savons déjà[2]) : 1⁰ que la famille des Eleagni, établie en 1763 par Adanson, renfermait aussi des Santalacées et des Combrétacées, et que cet auteur la plaçait à côté des Aristolochiées; 2⁰ que Richard (1823) réunissait aux genres actuels, le genre *Conuleum* qui appartient aux Monimiacées; 3⁰ que Schlechtendal (1857) avait encore ajouté comme genre douteux aux Eléagnées de Richard, les *Aextoxicon* qui sont des Euphorbiacées.

Les hésitations éprouvées par Adanson, Richard, Schlechtendal dans la délimitation de la famille des Eléagnacées semblent donc indiquer des affinités avec les Santalacées, les Combrétacées, les Monimiacées et les Euphorbiacées.

Lindley (Veget. Kingd.) place les Eléagnacées dans son Alliance des Amentales après les Myricacées; Bentham et J. D. Hooker (Genera Plantarum), dans la série des Daphnales (Laurinées, Protéacées, Thyméléacées, Pénéacées, Eléagnées); Baillon (Histoire des plantes), près des Lauracées

[1]) Les indications bibliographiques qui manqueront dans cet exposé se trouveront dans la „Première Partie".

[2]) Cf. Première Partie: Historique.

et insiste sur la ressemblance de ces deux familles; Dr. Ad. Engler (Syllabus der Pflanzenfam.), dans les Dicolylédones Archichlamydées: Choripétales et Apétales), groupe des Myrtiflorées, sous-groupe des Thymélacinées (Geissolomatacées, Pénéacées, Oliniacées, Thyméléacées et Eléagnacées); Dr. Gilg (40) dans „Die nat. Pflanzenfam.“ étudie le groupe des Thymélacinées, critique l'opinion de Baillon relative à la parenté des Lauracées et des Eléagnacées, et rapproche cette dernière famille des Thyméléacées; Van Tieghem [103] (L'œuf des plantes) range les Eléagnacées dans l'alliance des Chénopodiales. Ce groupement comprend 19 familles parmi lesquelles se trouvent réunies, en raison de leur carpelle unique, les Protéacées, les Eléagnacées et les Thyméléacées.

En résumé, les familles considérées comme affines des Eléagnacées ont été: les Aristolochiées, les Santalacées, les Combrétacées, les Monimiacées, les Euphorbiacées, les Lauracées, les Geissolomatacées, les Oliniacées, les Pénéacées, les Protéacées et les Thyméléacées; mais, si l'on fait exception pour les Lauracées que Baillon rapproche délibérément des Eléagnacées, ce sont les Pénéacées, les Protéacées et les Thyméléacées que les travaux récents rattachent le plus souvent aux Eléagnacées.

Afin de nous faire une opinion sur cette question, nous avons recueilli le plus possible de renseignements sur les groupes précités et nous nous sommes appliqué à les comparer à ceux que nous possédons sur les Eléagnacées. Voici les termes de comparaison auxquels nous sommes arrivé pour chacune de ces familles:

1° Aristolochiées.

a) Caractères communs aux Aristolochiées et aux Eléagnacées: ovules anatropes; périanthe plus ou moins tubuleux, à une seule enveloppe florale.

b) Caractères propres aux Aristolochiées: étamines insérées sur la base du style; pistil pluricarpellé; ovaire adhérent, multiovulé; graines à albumen charnu.

2° Santalacées.

a) Caractères communs: périanthe unique, tubuleux, à préfloraison valvaire; ovaire uniloculaire.

b) Caractères propres: plantes parasites; fleurs construites sur les types 3, 4, 5; ovaire infère; placenta central portant 3 ovules dépourvus de téguments; sac embryonnaire faisant saillie hors de l'ovule quand il est complètement développé; graines à albumen charnu.

3° Combrétacées.

a) Caractères communs: espèces ligneuses; feuilles simples sans stipules; fleurs hermaphrodites, parfois polygames; ovaire le plus souvent uniloculaire et uniovulé; péri-

derme d'origine épidermique ou sous-épidermique; feuilles à structure bifaciale; rayons médullaires étroits.

b) Caractères propres: ovule descendant, attaché par un court funicule, à micropyle dirigé en dehors; fleurs le plus souvent pourvues d'un calice et d'une corolle; poils ordinairement simples ou d'une forme très spéciale quand ils sont composés (*drusenhaar*); parfois un liber intraligneux; présence de mâcles d'oxalate de calcium dites en oursins.

4° Monimiacées.

a) Caractères communs: espèces ligneuses; feuilles sans stipules; fleurs diclines comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; périanthe unique, tubuleux; carpelles uniovulés; ovule anatrope; fruits renfermés dans une sorte de coupe persistante; périderme d'origine sous-épidermique[1]) comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; poils étoilés ou écailleux (les poils écailleux de quelques *Siparuna*, notamment du *Conuleum* sont tout à fait semblables à ceux des Eléagnacées); trachéides à ponctuations aréolées dans le bois; présence d'aiguilles d'oxalate de calcium.

b) Caractères propres: préfloraison imbriquée; étamines multiples; carpelles très nombreux; graine à albumen; fleurs diclines; cellules à essence aromatique dans les feuilles et l'écorce de la tige; rayons médullaires larges.

5° Euphorbiacées.

a) Caractères communs: On sait que les Euphorbiacées comprennent des formes très diverses; celles qui se rapprochent le plus des Eléagnacées appartiennent aux tribus des Crotonées et des Phyllanthées, ainsi l'*Aextoxicon*, Euphorbiacée jointe aux Eléagnacées par Schlechtendal, est une Phyllanthée. Les caractères floraux peuvent présenter dans les deux familles une certaine similitude: périanthe tubuleux, fleurs diclines, comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*, un ou deux ovules par carpelle; mais la plus grande ressemblance existe parfois entre les organes végétatifs (feuilles et rameaux), surtout lorsque l'Euphorbiacée porte des poils étoilés, à tel point qu'il n'est pas rare de trouver, dans les herbiers, des Crotonées réunies par erreur aux plantes du genre *Elaeagnus*. Dans les cas douteux, on résoudra facilement la question au moyen des caractères anatomiques si l'on veut bien se reporter, à la fois, à notre travail, et à celui de Gaucher (35) sur les Euphorbiacées.

Comme caractères anatomiques communs aux deux familles, nous signalerons: présence de poils en écussons chez les Crotonées; périderme d'origine sous-épidermique comme dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; présence de fibres péricycliques; bois de la tige formant un anneau complet coupé par des rayons

---

[1]) Douliot (26).

médullaires étroits; liber en îlots peu étendus dans le sens radial; grande abondance du tannin dans toutes les parties de la plante, surtout dans les rayons médullaires et le péricycle; jeunes radicelles entourées d'une poche digestive endodermique, etc.

b) Caractères propres: étamines nombreuses; pistil en général composé de 3 carpelles; fruit à déhiscence brusque; graine souvent munie d'un arille; albumen oléagineux; cristaux rhomboédriques dans les rayons médullaires; absence de raphides; présence de laticifères articulés ou inarticulés; pétiole avec faisceaux vasculaires souvent multiples, etc.

6⁰ Lauracées.

a) Caractères communs: absence de stipules; préfloraison valvaire; concavité du réceptacle; absence d'albumen, comme dans le genre *Elaeagnus*; 1 ovule par carpelle; poche digestive autour des jeunes radicelles; périderme d'origine épidermique comme chez les *Elaeagnus*.

b) Caractères propres: carpelles multiples; ovule anatrope descendant; anthères s'ouvrant par des panneaux; cellules sécrétrices dans le parenchyme foliaire.

Baillon (4) comptant sur la présence d'un seul carpelle chez les Lauracées les a rapprochées des Eléagnacées, mais Mirande (68) a récemment reconnu qu'il naissait plusieurs carpelles chez les Lauracées, de sorte que l'affinité indiquée par Baillon, déjà combattue par Gilg (40), est encore devenue plus incertaine, en même temps que celle des Lauracées et des Monimiacées s'est trouvée plus accentuée.

7⁰ Geissolomatacées.

a) Caractères communs: périanthe à une seule enveloppe; 8 étamines et rameaux opposés comme chez les *Shepherdia*; périderme d'origine péridermique, ainsi qu'il y a lieu dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae*; absence de sclérites dans l'écorce; péricycle présentant des paquets de fibres aplaties tangentiellement et souvent réunis en une couche dure et continue par des cellules scléreuses intermédiaires; absence de liber périmédullaire.

b) Caractères propres: 4 carpelles; fruit capsulaire, quadriloculaire, s'ouvrant sur le dos des loges; graine arillée; albumen charnu; mâcles sphériques d'oxalate de calcium dans l'écorce; nombreux prismes d'oxalate de calcium dans le liber; mucilage dans les cellules épidermiques. — Les Geissolomatacées sont surtout voisines des Pénéacées comme l'indique Gilg (loc. cit.).

8⁰ Pénéacées.

a) Caractères communs: petits arbrisseaux; feuilles opposées comme chez les *Shepherdia*; fleurs situées à l'aisselle des feuilles; périanthe quadrilobé, à préfloraison valvaire; 4 éta-

mines alternes insérées entre les lobes, introrses, à filet très court; pistil libre; *Penea, Sarcocolla, Brachysiphon, Stylopterus* ont deux ovules anatropes, ascendants, ainsi qu'il arrive fréquemment chez les *Shepherdia* et les *Hippophae*; *Gleschiocolla* et *Endonema* ont 4 ovules anatropes: deux ascendants et deux pendants (Erreurs dans Baillon; consulter Van Tieghem [101]).

b) Caractères propres: feuilles avec 2 petits stipules; tige carrée; 4 carpelles clos et concrescents; fruit capsulaire loculicide; sclérites d'une ou de deux sortes dans le parenchyme foliaire; tubes criblés périmédullaires et méristèles corticales dans la tribu des Endonémées (0 dans la tribu des Pénées); périderme péricyclique; absence de fibres péricycliques et libériennes; structure alternante du liège; endoderme très différencié.

Rem. La tribu des Pénées n'ayant ni liber périmédullaire, ni méristèles corticales, serait donc celle qui se rapprocherait le plus des Eléagnacées.

9⁰ Oliniacées.

a) Caractères communs: périanthe tubuleux; ovules anatropes, ascendants; graine exalbuminée; trachéides à ponctuations aréolées.

b) Caractères propres: ovaire infère, divisé par de fausses cloisons et contenant 2—4 ovules; parenchyme ligneux avec cristaux; liber inclus dans le bois.

Rem.: Les Oliniacées ont été rattachées aux Myrtacées et aux Mélastomacées (Decaisne), aux Lythracées (Bentham et Hooker), aux Rhamnacées (Baillon); enfin, aux Pénéacées (Gilg [40]). Quoi qu'il en soit, elles nous paraissent assez éloignées des Eléagnacées.

10⁰ Protéacées.

a) Caractères communs: arbres ou arbrisseaux; feuilles sans stipules; périanthe tétramère, tubuleux, à préfloraison valvaire; 1 carpelle libre à ovule uniloculaire; graines sans albumen comme celles des *Elaeagnus*; développement des organes floraux semblable (cf. Traité d'organogénie de Payer [81]); fibres libériennes réparties en îlots; formation d'une poche digestive endodermique autour des jeunes radicelles; sommet végétatif de la racine avec 3 assises de cellules initiales (Douliot [26]); ressemblance parfaite du plan ligneux: „Le bois de certains *Protea* nous mène vers les Eléagnées qui sont à peu près pour la flore de l'Asie orientale ce que sont les Protéacées pour la flore d'Australie". Houlbert (51). Certaines Protéacées se rapprochent particulièrement des Eléagnacées; ainsi les Protées et quelques Stirlingées ont un ovule anatrope et ascendant, comme il existe le plus souvent chez les Eléagnacées; les Banksiées ont 2 ovules anatropes ascendants collatéraux et se rattachent surtout aux genres *Shepherdia* et *Hippophae* (tribu des *Hippophaeae*) dont les carpelles sont souvent biovulés.

b) Caractères propres: étamines superposées aux pièces du périanthe, libres ou syngénèses; absence ou présence d'un disque nectarifère; fruit sec déhiscent ou non; stomates souvent enfoncés; poils de formes particulières; cellules scléreuses ramifiées ou ,,cellules en ophiures" dans le parenchyme foliaire.

Rem.: Lindley a réuni les Protéacées aux Lauracées et aux Thyméléacées pour former son Alliance des Daphnales; Baillon reconnaît ces affinités et fait remarquer que, par leurs types les plus réduits, les Protéacées se rapprochent des Santalacées, des Loranthacées et des Eléagnacées. En outre, nous savons que cette famille a été placée près des Eléagnacées par Bentham et Hooker et par Van Tieghem (103).

11⁰ Thyméléacées.

a) Caractères communs: Les Thyméléacées sont généralement des arbustes à feuilles simples, à limbe entier, sans stipules et parfois opposées. Le périanthe est simple, sauf dans le genre *Struthiola* où il existe une corolle très réduite; le pistil est libre. On sait que les Thyméléacées se divisent en 3 tribus: 1⁰ Les Thymélées (2 genres): pistil unicarpellé, fruit indéhiscent; 2⁰ les Aquilariées (3 genres): pistil bicarpellé, fruit capsulaire; 3⁰ les Phalériées (4 genres): pistil bicarpellé, fruit indéhiscent. La tribu des Thymélées est donc celle qui morphologiquement se rapproche le plus des Eléagnacées. Les *Daphne* qui sont des Thymélées ont une fleur tubuleuse formée par 4 sépales pétaloïdes, 8 étamines et un seul carpelle renfermant un ovule anatrope, descendant. Cette fleur, si l'on fait abstraction du nombre des étamines et de l'orientation de l'ovule (descendant et non ascendant), rappelle donc assez bien celle d'un *Elaeagnus*. Houlbert (51), qui a étudié le bois des Thyméléacées dit: ,,Le bois des Thyméléacées proprement dites est assez variable, et s'il est possible jusqu'à un certain point de comparer celui des Dais à celui des Protéacées, en revanche, les *Daphne* et les *Wikstroemia* s'en éloignent considérablement; leur structure rappellerait plutôt celle des *Elaeagnus* et des *Hippophae*." Les jeunes radicelles sont entourées par une poche digestive endodermique et présentent 3 groupes d'initiales comme les Eléagnacées (Douliot [26]). Pendant le développement du sac embryonnaire, l'épiderme du nucelle se cloisonne pour former une coiffe qui s'ajoute à la calotte proprement dite (étude de *Daphne Mezereum, D. alpinum, D. Verloti* par Vesque [106]). Dans l'ouvrage de Van Tieghem (101) ,,Recherches sur la structure et les affinités des Thyméléacées et des Pénéacées", nous puisons les renseignements suivants se rapportant aux *Daphne* et qui sont autant de points communs entre les Thymélacées et les Eléagnacées: liège à parois minces, d'origine épidermique comme dans le genre *Elaeagnus*; endoderme de la tige indifférencié; îlots de fibres dans le péricycle et le liber; rayons médullaires élargis au voisinage du péricycle; absence de liber périmédullaire dans certaines Thymélées; méristèle du pétiole foliaire en arc

= *Shepherdia* et *Hippophae*; mucilage dans l'épiderme des feuilles comme dans *Shepherdia rotundifolia*.

b) Caractères propres: 8—10 étamines en 2 séries; périanthe à 4—5 divisions; ovule suspendu; pistil bicarpellé chez les Aquilariées et les Phalériées; fruit non en akène et non entouré d'une induvie; structure primaire des racines offrant des fibres dans le liber, des cellules scléreuses dans l'écorce, un exoderme et un endoderme très ressemblants à cadres lignifiés non épaissis; fibres du bois à ponctuations simples; tubes criblés périmédullaires chez les Aquilariées et quelques Thymélées; parfois des sclérites et des mâcles sphériques d'oxalate de calcium dans les feuilles (Van Tieghem [101]).

Conclusion.

Toutes les familles que nous venons de passer en revue présentent donc des affinités certaines avec les Eléagnacées, mais il nous reste à comparer ces affinités. S'il suffisait de tenir compte de quelques caractères à valeurs bien déterminées et d'évaluer le nombre des points de contact, le problème serait des plus faciles à résoudre, mais nous devons faire appel à un ensemble compliqué de caractères anatomiques et morphologiques dont il n'est pas souvent facile ni même toujours possible d'apprécier avec sûreté les valeurs taxinomiques relatives; aussi ne pouvons-nous espérer sortir du domaine des probabilités.

Après avoir tout pesé, il nous a paru que les ressemblances tirées de l'organisation de la fleur et surtout du pistil et de l'ovule étaient encore celles qui concordaient le mieux avec les résultats d'une comparaison portant sur l'ensemble des caractères issus de la totalité des organes, et, si l'on range grossièrement, par ordre d'affinités croissantes avec les Eléagnacées, les familles précédemment étudiées, nous avons l'ordre suivant: Aristolochiées, Santalacées, Euphorbiacées, Monimiacées, Lauracées, Geissolomatacées, Oliniacées (peu d'affinités), — Protéacées, Pénéacées, Thyméléacées (ces 3 dernières familles très affines). Les relations qui existent entre les Thyméléacées et les Eléagnacées paraissent surtout accentuées entre la tribu des Thymélées, d'une part et celle des Eléagnées, d'autre part. Pour les Protéacées, on aurait les rapprochements suivants: Protées-Eléagnées et Banksiées-Hippophaées. Quant aux Pénéacées, il est naturel de les rattacher aux genres *Hippophae* et *Shepherdia*.

II. Affinités des genres.

Si l'on cherche à évaluer les degrés de parenté qui existent entre les genres qui composent la famille des Eléagnacées, on voit que les genres *Shepherdia* et *Hippophae* sont beaucoup plus proches l'un de l'autre qu'ils ne le sont chacun en particulier du genre *Elaeagnus*; aussi avons-nous réuni ces deux genres pour en former la tribu des *Hippophaées* que nous opposons à celle des *Eléagnées*, composée du seul genre *Elaeagnus*.

Les caractères sur lesquels nous basons ces groupements sont les suivants:

1⁰ Hippophaées (genres *Hippophae* et *Shepherdia*).

Fleurs dioïques, verdâtres, inodores; carpelle le plus souvent uniovulé, mais biovulé environ deux fois sur dix; style plein; induvie entièrement charnue, glabre à l'intérieur, renfermant de la quercitrine (glucoside); funicule présentant un étranglement au voisinage du hile; spermoderme très coriace, dont les cellules épidermiques externes sont très hautes et à parois externes fortement épaissies; graines ovoïdes; assise subéro-phellodermique de la tige d'origine sous-épidermique; faisceau vasculaire du pétiole et de la nervure médiane des feuilles toujours en arc ouvert et dépourvu de fibres péricycliques.

2⁰ Eléagnées (genre *Elaeagnus*).

Fleurs hermaphrodites, blanches ou jaunâtres; carpelle toujours uniovulé; style creux; induvie drupacée à noyau membraneux ou scléreux, revêtu d'un feutrage de poils à l'intérieur et parcouru par 8 côtes longitudinales saillantes à l'extérieur; funicule court et massif ne portant pas trace d'étranglement au voisinage du hile; spermoderme mince dont les cellules épidermiques sont sensiblement isodiamétriques et à parois peu épaisses; graines allongées, fusoïdes; assise subéro-phellodermique de la tige d'origine épidermique; faisceau vasculaire du pétiole et de la nervure médiane des feuilles, parfois en arc ouvert, mais le plus souvent en anneau fermé, surtout dans la nervure médiane, et presque toujours pourvu de fibres péricycliques.

Les Eléagnées qui se rapprochent le plus des *Hippophaées,* et par lesquelles on peut établir une liaison entre les deux groupes précédents sont *E. hortensis* et *E. argentea.* Ces deux espèces qui constituent parmi les Eléagnées un petit groupe spécifique bien distinct caractérisé par ses fruits à noyau scléreux ont en effet, comme les *Hippophaées*: 1⁰ un système vasculaire en arc très ouvert dans le pétiole et la nervure médiane des feuilles, où il est dépourvu de fibres péricycliques; 2⁰ des poils à la face supérieure du limbe foliaire; 3⁰ des cotylédons à réserves aleuriques et oléagineuses et dont le mésophylle comprend quelques assises de cellules palissadiques au-dessous de l'épiderme supérieur; 4⁰ un „plan ligneux" dans lequel le bois du printemps se distingue nettement par ses grands vaisseaux du reste du bois de l'année.

De même, la liaison entre les genres *Shepherdia* et *Hippophae* s'établit par *Sh. argentea* dont les caractères morphologiques et anatomiques sont assez voisins de ceux de l'*H. rhamnoides.*

III. Affinités des espèces.

Dans le genre *Elaeagnus,* l'étude des caractères anatomiques confirme les affinités que nous avons déduites de la morphologie comparée et que nous avons signalées à la fin de la première partie de ce travail: Systématique des Eléagnacées, p. 128.

Dans le genre *Shepherdia*, les espèces *Sh. argentea* et *Sh. canadensis*, vivant le long des cours d'eau des plaines de l'Amérique du Nord, sont beaucoup plus proches entre elles qu'elles ne le sont en particulier de *Sh. rotundifolia*, plante adaptée au climat des hauts plateaux de l'Utah. Quant au genre *Hippophae*, on sait qu'il ne comprend qu'une espèce seulement.

Chapitre VII.

Résumé et Conclusions (Deuxième partie).

II. Anatomie et développement.

A. Résultats particuliers aux Eléagnacées.

1° Structure de la plantule. La jeune racine a ordinairement une structure binaire et très rarement une structure quaternaire. Lorsqu'il existe 2 faisceaux ligneux et 2 faisceaux libériens, chacun de ces faisceaux se subdivise en deux autres en pénétrant dans l'hypocotyle et effectue les déplacements ainsi que les changements d'orientation habituels et bien connus de façon à constituer, à un niveau variable de l'hypocotyle, 4 faisceaux libéro-ligneux se rejoignant ensuite deux à deux pour passer dans les cotylédons. Au niveau de ces cotylédons s'amorcent les faisceaux qui se rendent aux deux premières feuilles de l'épicotyle, et des liaisons ne tardent pas à se former entre ces faisceaux et ceux de l'hypocotyle. Lorsque la racine est tétrarque, il existe 8 faisceaux libéro-ligneux dans l'hypocotyle: 4, en se rejoignant deux à deux, passent dans les cotylédons, et les 4 autres se rendent aux deux premières feuilles de l'épicotyle.

L'écorce, sauf dans une jeune radicule à sa sortie de la graine, n'est pas nettement divisée en une zone interne à développement centripète et en une zone à développement centrifuge; la zone externe est d'ailleurs réduite à 1—2 assises de cellules. Les cellules de l'endoderme de la racine ont des parois minces et portent quand elles sont jeunes des cadres cutinisées; mais, en vieillissant, la totalité de leurs parois subit la cutinisation. Les cadres subérifiés disparaissent dans l'hypocotyle à des niveaux variables et il n'en existe jamais dans l'épicotyle.

Le péricycle est à 1—3 assises d'éléments et donne naissance aux cellules initiales des radicelles, dont la sortie s'effectue à l'aide d'une poche digestive endodermique, formée de 2—3 assises de cellules.

L'hypocotyle peut présenter quelques stomates et il est ordinairement glabre comme les cotylédons; ceux-ci ont de nombreux stomates sur leurs deux faces; leur mésophylle est du type monofacial ou bifacial et leur nervation est mi-parallèle et mi-

pennée. Dans *Hippophae rhamnoides*, les premières feuilles de l'épicotyle sont opposées comme elles le sont toutes dans les *Shepherdia*, et ce n'est qu'après un nombre variable de nœuds que les feuilles présentent une divergence égale à $^2/_5$; dans le genre *Elaeagnus*, les deux premières feuilles seules sont sensiblement opposées.

La structure de l'axe épicotylé, comme celle de toutes les tiges, dépend essentiellement de la disposition des feuilles: sur une section transversale d'un entrenœud, on a donc 4 faisceaux libéro-ligneux égaux deux à deux si les feuilles supérieures à cet entrenœud sont opposées, ou bien 5 faisceaux inégaux entre eux si ces feuilles ont un angle de divergence égal à $^2/_5$. La croissance terminale de la tige s'effectue par le jeu de 3 groupes d'initiales: une assise pour l'épiderme, une pour l'écorce et une pour le cylindre central; celle de la racine s'effectue de même, mais il nous a paru qu'il pouvait exister deux assises d'initiales pour l'écorce.

2⁰ Structure secondaire de la tige et de la racine. — Les formations secondaires de la tige et de la racine ont pour origine: 1⁰ une assise génératrice libéro-ligneuse continue et normalement située; 2⁰ une assise génératrice subéro-phellodermique de situation variable: dans la racine et l'axe hypocotylé, elle prend toujours naissance dans le péricycle; dans la tige, elle se constitue, soit dans l'épiderme (genre *Elaeagnus*), soit dans l'assise sous-épidermique (genres *Hippophae* et *Shepherdia*); le raccordement entre l'assise génératrice de la tige et celle du reste de la plante s'effectue au niveau de l'insertion des cotylédons. Celle de la racine est de formation très précoce, tandis que celle de la tige se forme plus ou moins tardivement suivant les genres; c'est chez les *Elaeagnus* qu'elle met le plus de temps à s'organiser.

Les résultats les plus saillants de nos recherches sur la structure des tiges et des racines âgées sont les suivants:

1⁰ Le liège est presque toujours formé de cellules tabulaires à parois minces; celles des régions les plus externes sont aplaties et contiennent des produits tanniques colorés en brun plus ou moins foncé. Les cellules du liège de la racine de l'*Elaeagnus hortensis* contiennent une substance fluorescente soluble dans l'alcool, l'acide acétique et l'ammoniaque, et que nous avons dénommée *éléagnine*.

2⁰ Le phelloderme est réduit à 1—6 assises de cellules.

3⁰ L'endoderme des tiges est très peu distinct: il est légèrement plus riche en amidon que les tissus voisins et ses cellules ne portent pas de cadres subérifiés.

4⁰ Il existe de nombreuses fibres dans le péricycle et le liber des tiges; ces fibres sont réunies en groupes plus ou moins compacts et constituent des anneaux scléreux plus ou moins continus. Les éléments du parenchyme touchant aux îlots fibreux peuvent dans certaines espèces se transformer en scléréides réunissant entre eux les différents groupes de fibres. Dans les racines, les fibres sont beaucoup moins nombreuses que dans les tiges, et les cellules scléreuses y font presque toujours défaut; en outre, il en

se forme de fibres dans le péricycle que lorsqu'il est composé de plusieurs assises cellulaires. Enfin, dans toute l'étendue du péricycle et les régions les plus externes du liber, on remarque de nombreuses cellules tannifères de forme très allongée, réunies en files longitudinales simples ou anastomosées et constituant un véritable appareil sécréteur.

5⁰ Le tissu criblé forme sur les coupes transversales de petits îlots étendus tangentiellement et séparés les uns des autres par des bandes de parenchyme libérien à gros éléments; les cellules criblées ont la forme bien connue dite en fémur et sont longées par d'étroites cellules-compagnes de même longueur; les tubes criblés sont divisés par des cloisons transversales obliques, ne présentant qu'une seule plage criblée (type Courge); ils fonctionnent moins d'un an et sont écrasés peu à peu, après avoir formé de gros bouchons de callose au-dessus de leurs cribles transversaux et latéraux.

6⁰ Les rayons médullaires sont généralement très étroits à 1—2 rangées d'éléments comme dans les genres *Shepherdia*, *Hippophae* et quelques *Elaeagnus*; toutefois, dans les tiges âgées de certains *Elaeagnus*, leur largeur peut comprendre 4 séries de cellules. Leurs éléments sont étroits et allongés radialement dans le cylindre ligneux, mais ils sont presque isodiamétriques dans le liber; au voisinage du péricycle, les cellules des rayons médullaires peuvent subir des cloisonnements, s'arrondir et même devenir scléreuses, de sorte que les rayons médullaires, en s'élargissant et en modifiant leurs parois, deviennent plus ou moins confus en cette région. Dans le cylindre ligneux, les cellules des rayons médullaires ont, soit des parois minces et cellulosiques, soit des parois épaisses plus ou moins lignifiées.

7⁰ Les éléments du bois secondaire de la tige sont les mêmes que ceux de la racine; ils comprennent: a) des vaisseaux ouverts à diaphragmes obliques, monoperforés; à ponctuations aréolées, arrondies ou elliptiques, à fente ordinairement égale à l'aréole ou plus petite qu'elle, rarement plus grande; et souvent pourvus à leur intérieur de stries saillantes obliques; b) des trachéides ou mieux des trachéo-fibres: vaisseaux imparfaits, fusiformes, à parois épaisses, lisses ou striées transversalement de lignes saillantes à l'intérieur; c) des cellules de parenchyme ligneux, de forme allongée, à parois plus ou moins épaisses et pourvues de ponctuations simples. Ces cellules, généralement peu nombreuses, sont surtout réparties autour des grands vaisseaux du bois du printemps; sur les coupes transversales, elles forment parfois des chaînes simples, dirigées tangentiellement et allant d'un rayon médullaire à l'autre; d) des rayons médullaires ayant, en section tangentielle, soit la forme de bandes étroites monosériées et très allongées comme les cellules qui les composent, soit la forme d'ellipses assez courtes, renflées et composées d'éléments arrondis.

8⁰ Il n'y a pas de moelle à l'intérieur des racines, la région centrale de l'organe étant occupée par les vaisseaux du bois primaire (métaxylème). La région périphérique de la moelle des tiges est

ordinairement occupée par des cellules à parois épaisses et contenant en abondance de l'amidon ou du tannin; cependant, chez *Hippophae rhamnoides* et chez les *Shepherdia,* les cellules qui avoisinent la pointe interne des faisceaux du bois primaire conservent assez longtemps des parois minces. La moelle centrale peut présenter: a) une structure homogène, c'est-à-dire des éléments à parois d'épaisseur uniforme (genres *Shepherdia* et *Hippophae* et quelques *Elaeagnus*); b) une structure hétérogène avec des cellules à parois épaisses contenant de l'amidon ou du tannin et rangées en files longitudinales au sein d'un parenchyme à parois minces.

3° Feuille. — 1° La différenciation des tissus de la feuille s'opère d'après le mode général décrit par G. Bonnier pour *Camellia indica* (Cours de bot. p. 417). Les tissus de la feuille font suite aux tissus correspondants de la tige, et celle-ci, si l'on fait exception pour le groupe d'initiales du méristème terminal, peut être considérée comme le résultat de la concrescence de la base des feuilles.

2° Le système vasculaire du pétiole des feuilles adultes est, soit en anneau fermé (*Elaeagnus*: section des *Deciduae,* en grande partie), soit en arc ouvert à concavité dirigée vers le haut (*Elaeagnus*: section des *Sempervirentes*; *Shepherdia*; *Hippophae*). Dans les très jeunes feuilles, le système vasculaire est toujours du type ouvert, et la fermeture se fait ultérieurement par une différenciation du tissu vasculaire compris entre les extrémités de l'arc primitif. Cette fermeture s'accentue encore par le jeu d'une assise génératrice libéro-ligneuse donnant des formations secondaires très importantes; en général, et dans une même feuille, elle est de plus en plus complète à mesure que l'on s'éloigne de „l'initiale" du pétiole pour se rapprocher de la pointe du limbe; cependant, le système vasculaire de la nervure médiane demeure largement ouvert dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* et chez quelques *Elaeagnus.*

Les éléments du bois et du liber sont de même forme dans le système vasculaire de la feuille et dans celui de la tige ou de la racine. Toutes proportions gardées, le liber est plus développé dans les feuilles caduques que dans les feuilles persistantes, ce qui semble indiquer une plus grande activité du rôle chlorophyllien. Le péricycle du pétiole et des nervures est toujours complètement dépourvu de fibres dans les genres *Hippophae* et *Shepherdia,* dans *E. hortensis* et *E. argentea;* mais il est généralement fibreux dans le genre *Elaeagnus.* Les fibres péricycliques peuvent manquer à „l'initiale" et exister à la „caractéristique" du pétiole; on constate aussi que leur nombre augmente en passant du pétiole à la nervure médiane et à ses ramifications; le tissu de soutien de la feuille est donc d'autant plus développé qu'il occupe une région plus éloignée de la base de l'organe. Les cellules tannifères allongées que nous avons remarquées dans le péricycle de la tige se retrouvent dans celui des nervures des feuilles.

3° Le parenchyme cortical du pétiole est toujours plus ou moins collenchymateux; son épiderme présente ou non des stomates.

4⁰ Le mésophylle des feuilles est, soit du type monofacial doublement palissadique, soit du type bifacial, pour employer les termes de de Bary (5). Les deux épidermes sont abondamment recouverts de poils quand les feuilles sont jeunes, mais les poils de l'épiderme supérieur ne persistent que dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* et deux espèces d'*Elaeagnus*: *E. argentea* et *E. hortensis*.

5⁰ Les stomates se développent d'une façon uniforme dans toute la famille des Eléagnacées et sont du type dit „renonculacé"; à l'état adulte, ils sont entourés par un nombre variable de cellules (4—7) et sont généralement un peu exserts.

6⁰ Les poils recouvrent toutes les parties aériennes de la plante, du moins quand elles sont jeunes; ils commencent à se former sur les jeunes feuilles, alors qu'elles sont encore réduites à de simples émergences au sommet de la tige; il en existe même sur la gemmule de certains embryons et sur les écailles souterraines des drageons. Ces poils sont d'origine épidermique et s'organisent de deux façons différentes: dans un premier mode observé chez toutes les Eléagnacées moins une espèce de *Shepherdia*, la cellule-mère du poil, après avoir fait saillie à la surface de l'épiderme, se cloisonne perpendiculairement à cette surface de façon à constituer une seule assise de cellules à disposition radiale; dans un deuxième mode, particulier à *Sh. rotundifolia*, la cellule-mère se cloisonne encore dans une direction plus ou moins parallèle à la surface de l'épiderme, de manière à former deux assises de cellules superposées. Suivant leurs formes, on peut distinguer différentes espèces de poils: 1⁰ des poils écailleux avec ou sans aigrettes de cellules libres ou surmontés d'un autre disque dans leur partie centrale; 2⁰ des poils étoilés; 3⁰ des poils fasciculés; 4⁰ des poils bicellulaires filamenteux (poils de l'intérieur des fruits).

4⁰ Fleur, fruit et graine. — 1⁰ Le pédoncule floral a la structure générale des tiges et offre quelques bons caractères pour la détermination des espèces; son péricycle est particulièrement riche en tannifères.

2⁰ Le périanthe est à deux divisions dans le genre *Hippophae* et à 4 divisions dans les genres *Shepherdia* et *Elaeagnus*. Celui des fleurs mâles des *Hippophae* et des *Shepherdia* est profondément découpé et ne présente pas de poils à la face supérieure des lobes; ceux-ci ont un mésophylle très mince et sont parcourus par une nervure médiane et deux nervures marginales. Le périanthe des fleurs femelles constitue une coupe allongée parcourue par 6 faisceaux vasculaires chez *H. rhamnoides* et par 8 faisceaux chez les *Shepherdia*; il y a également 8 faisceaux chez les *Elaeagnus* (fleurs hermaphrodites).

C'est le périanthe en entier (genres *Shepherdia* et *Hippophae*) ou sa partie basale seulement (genre *Elaeagnus*) qui, en grossissant, forment une induvie ou faux-fruit. Dans ces deux premiers genres, le faux-fruit est totalement charnu, glabre à l'intérieur et ses faisceaux vasculaires sont très peu ligneux; dans le genre *Elaeagnus*, le faux-fruit est: a) drupacé, les cellules situées à l'intérieur de la

ligne circulaire enveloppant les faisceaux vasculaires devenant membraneuses ou se transformant en scléréides; b) recouvert à l'intérieur de poils bicellulaires à éléments très allongés dont la paroi offre une couche cellulosique interne et une couche externe de nature pectique. Enfin, la surface de son noyau présente 8 côtes saillantes formées par les faisceaux ligneux du périanthe, considérablement renforcés par de nombreuses fibres. Les induvies des *Shepherdia* et de l'*H. rhamnoides* renferment un glucoside qui est la quercitrine.

Les fleurs des *Shepherdia* et des *Hippophae* ne répandent pas d'odeur; le parfum de celles des *Elaeagnus* est dû à des essences localisées dans les cellules papilleuses de l'épiderme interne des lobes du périanthe. Les fleurs des Eléagnacées présentent des nectaires plus ou moins développés; chez *H. rhamnoides,* les régions nectarifères sont peu apparentes et situées à la base des lobes (absence de stomates); chez les *Shepherdia,* les nectaires sont représentés par 8 glandes très saillantes contiguës et bordant l'orifice de la coupe réceptaculaire (nombreux stomates un peu enfoncés et presque dépourvus de chambre sous-stomatique); chez les *Elaeagnus,* il existe une région nectarifère à la base des lobes et une autre au fond du limbe du périgone; cette dernière est la plus importante; elle porte des stomates et s'élève parfois en un disque plus ou moins saillant (*E. hortensis*).

3° L'androcée comprend un nombre variable d'étamines suivant les genres. Les anthères apparaissent simultanément et avant les filets qui les supportent; la marche générale de leur développement se fait comme dans l'ensemble des Dicotylédones; cependant, il convient de remarquer que l'assise dite transitoire est discontinue. L'assise mécanique des anthères présente des épaississements en U ou en forme de candélabres. Dans le genre *Elaeagnus,* le faisceau vasculaire du filet et du connectif n'a pas de vaisseaux ligneux différenciés; chez les *Shepherdia,* les vaisseaux ligneux du filet ne pénètrent pas dans le connectif; enfin, chez *Hippophae rhamnoides,* on trouve des vaisseaux ligneux et des vaisseaux libériens jusqu'au sommet de l'anthère. Les grains de pollen se présentent avec les mêmes caractères essentiels dans toute la famille des Eléagnacées: ils sont lisses, arrondis ou trigones, avec 3 pores plus ou moins saillants, au-dessus desquels passent 3 plis méridiens équidistants; leur diamètre varie entre 40 et 70 μ; les plus petits s'observent chez les plantes les plus anémophiles: *Hippophae, Shepherdia, E. conferta.*

4° Les Eléagnacées sont normalement unicarpellées; mais, par anomalie et par transformation des étamines, il peut exister plusieurs carpelles chez les *Shepherdia* et les *Hippophae.* Chez les *Elaeagnus,* le style est traversé par un canal qui s'ouvre entre les papilles du stigmate et le long duquel s'étend le tissu conducteur; dans les deux autres genres, le style est plein, du moins vers le haut et le tissu conducteur occupe sa région médiane. Pendant le développement de la graine, le carpelle se dessèche, et le fruit véritable est un akène.

5° Il n'existe jamais qu'un ovule par carpelle dans le genre *Elaeagnus,* mais dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae,* il y a fréquemment deux ovules. Les ovules des Eléagnacées sont anatropes, ascendants, bitegminés, nucellés, pourvus d'un seul sac embryonnaire, insérés sur le plateau réceptaculaire et reliés par leur système vasculaire à l'un ou à l'autre des faisceaux marginaux du carpelle dont le plan de symétrie est perpendiculaire au leur. Le sac embryonnaire a pour origine une cellule de l'assise sous-épidermique du nucelle. Cette cellule (archéspore) se divise d'abord tangentiellement en deux autres dont la plus externe forme le tissu de la calotte et dont la plus interne ou cellule-mère primordiale du sac donne une série de 3 ou 4 cellules-mères définitives.

Le sac embryonnaire résulte du développement de la plus interne de ces cellules: il n'y a donc pas d'anticlines. Ce développement semble suivre la loi générale donnée par Strasburger (96) et Guignard (46). Pendant qu'il s'effectue, les cellules épidermiques du sommet du nucelle subissent quelques cloisonnements tangentiels et constituent un tissu qui renforce la calotte d'origine sous-épidermique. Après la fécondation, l'oosphère se divise transversalement en deux cellules inégales; la plus grande est la cellule supérieure: elle constituera le suspenseur et une faible partie de l'embryon; l'autre donnera l'embryon proprement dit. La deuxième segmentation se fait encore transversalement et dans la cellule du suspenseur, de sorte que l'on commence toujours par avoir une série axile de 3 cellules. Chez *Hippophae rhamnoides,* le suspenseur, bien distinct de l'embryon proprement dit, se fait remarquer pas ses grosses cellules à contenu peu dense formant une colonne de 3—4 assises, composées chacune de 4 éléments quand il a atteint son complet développement. Dans le genre *Elaeagnus,* la base de l'embryon se continue sans démarcation nette par le suspenseur, lequel demeure court et massif; les cellules du suspenseur sont très nombreuses, petites et peu distinctes de celles de l'embryon proprement dit.

Le protoplasme pariétal du sac embryonnaire, après la multiplication des noyaux issus de l'œuf accessoire, ne se cloisonne que très tardivement, c'est-à-dire lorsque l'embryon est déjà très développé. Le tissu qui résulte de cette division ou albumen n'envahit jamais l'intérieur du sac et demeure fort réduit. Les graines mûres des *Shepherdia* et des *Hippophae* renferment quelques assises d'albumen, mais celles des *Elaeagnus* en sont totalement dépourvues.

L'antipode qui occupe l'extrémité du cœcum du sac se fait remarquer par sa longévité et paraît jouer un rôle très actif dans la nutrition du sac. La digestion du nucelle est complète; sa disparition a d'abord lieu dans la région moyenne, et les deux tronçons qui correspondent, l'un à la calotte, l'autre à la base du nucelle, subsistent fort longtemps.

L'assise du tégument interne la plus voisine du nucelle contient un protoplasma très dense, et dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* comme chez certains *Elaeagnus,* elle paraît exercer

une action diastasique sur le reste du tégument interne ainsi que sur les couches les plus internes du tégument externe qu'elle digère; mais, le plus souvent, elle disparaît à son tour par l'action des cellules de l'albumen. Dans beaucoup d'*Elaeagnus*, cette assise ne joue pas un rôle bien actif et elle semble entrer en régression presque en même temps que les autres parties du tégument interne. Quoi qu'il en soit, le spermoderme des graines des Eléagnacées n'est constitué que par une partie du tégument externe de l'ovule; celui des graines des *Shepherdia* et des *Hippophae* est extrêmement dur, en raison de l'épaisseur des parois externes de ses cellules épidermiques; chez les *Elaeagnus*, il est beaucoup moins résistant et présente dans son épaisseur des cellules bosselées, presque ramifiées, formant un tissu très lacuneux et très souple autour de l'embryon.

L'embryon des Eléagnacées est droit, composé: 1⁰ de deux cotylédons charnus; 2⁰ d'une gemmule présentant l'ébauche de deux petites feuilles disposées en croix avec les feuilles cotylédonaires; 3⁰ d'un axe hypocotylé et d'une radicule formant ensemble un massif conique très court dont la pointe est dirigée vers le micropyle.

Les réserves cotylédonaires sont principalement: aleuriques et oléagineuses chez les *Shepherdia* et les *Hippophae*; amylacées chez un grand nombre d'*Elaeagnus*; amylacées, aleuriques et oléagineuses chez quelques *Elaeagnus* (*E. multiflora*, *E. umbellata*); l'épiderme des cotylédons contient toujours de l'huile, de petits grains d'aleurone et des diastases.

Le système vasculaire des cotylédons est indifférencié chez les *Shepherdia* et l'*H. rhamnoides*; mais il présente des vaisseaux annelés et spiralés chez les *Elaeagnus*. Après quelques jours de germination, il devient très distinct dans les plantules de toutes les espèces; on voit qu'il est composé dans le pétiole de deux faisceaux plus ou moins fusionnés, se reliant vers la base à deux faisceaux libéro-ligneux de l'hypocotyle et se ramifiant à leur entrée dans le limbe de la feuille cotylédonaire; de sorte que la nervation de cette feuille est mi-parallèle et mi-pennée. Le mésophylle des cotylédons présente plusieurs rangées de cellules palissadiques dans les genres *Shepherdia* et *Hippophae* et chez *Elaeagnus hortensis*; il est au contraire indifférencié et uniquement formé de cellules isodiamétriques chez la plupart des *Elaeagnus*.

Les deux ébauches foliaires de la gemmule sont ordinairement glabres, mais chez *E. pungens* et dans quelques espèces voisines, elles portent de gros poils en écailles, de couleur rousse, dont la présence est manifestement due à l'hérédité.

B. Résultats généraux.

1⁰ L'anatomie est d'un emploi très utile en taxinomie. L'étude de la famille des Eléagnacées nous a démontré qu'elle permet de délimiter la famille, la tribu, le genre, l'espèce, parfois même les divisions de l'espèce et de mettre en évidence de réelles affinités,

mais ses données doivent être combinées à celles de la morphologie, de l'embryogénie et de la biologie, si l'on veut se conformer au principe de la méthode naturelle, c'est-à-dire faire appel en classification à l'universalité des caractères.

2⁰ Il ne nous paraît pas possible d'attribuer à tel ou tel caractère une valeur taxinomique absolue, car le même caractère peut, suivant le cas, servir à délimiter des groupements d'inégale importance; ainsi, la structure du poil ou sa présence sur une région déterminée de la fleur peut être constante dans toute l'étendue d'une espèce et constituer un caractère d'ordre spécifique tandis que, dans une espèce voisine de celle-là, cette structure ou cette présence varieront suivant les divisions de l'espèce et constitueront des caractères de moindre importance. Il n'y a donc pas, à priori, des caractères de famille, de genre, de tribu, etc, et il y a lieu d'étudier l'ensemble des formes de chaque groupe botanique pour trouver les caractères anatomiques communs à toutes ces formes, et par conséquent propres à faire reconnaître le groupe. L'intérêt qui s'attache à l'étude des sous-espèces, comme à celle des échantillons recueillis dans les milieux les plus divers est donc bien démontré, car on ne peut attribuer à un caractère, la ,,dignité spécifique", par exemple, sans avoir au préalable reconnu qu'il s'applique bien à toutes les formes de l'espèce considérée. Faute d'avoir procédé à ces vérifications très laborieuses, mais nécessaires, on a parfois donné comme spécifiques des caractères d'adaptation et fait douter de la valeur de la méthode anatomique dans la détermination des espèces. Sur ce point, nos conclusions concordent avec celles de Vuillemin (111), quand il dit: ,,On voit combien il est téméraire de décerner à une propriété morphologique interne ou externe une dignité absolue spécifique ou familiale et de leur attribuer la même valeur dans les divers phyllums du règne végétal."

3⁰ La donnée anatomique la plus apparente, la plus nette pour caractériser une espèce se trouve, tantôt dans un organe, tantôt dans un autre, d'où la nécessité d'étudier tous les organes de la plante; ainsi, *Elaeagnus hortensis* et *E. argentea* se distingueront facilement l'un de l'autre par la structure des noyaux de leurs induvies, mais plus difficilement par celle de leurs feuilles; pour *E. glabra* et *E. pungens*, c'est le contraire qui existe, etc.

4⁰ Les caractères spécifiques les plus certains nous ont été fournis: A, dans la plantule: par la forme et la structure des cotylédons, par la présence ou l'absence de poils ou de stomates sur l'hypocotyle; B, dans la racine adulte: par la structure du péricycle et du liber; C, dans la tige adulte: a) par le fonctionnement de l'assise génératrice subéro-phellodermique, de position fixe ou variable, ce qui entraîne l'absence ou la présence d'un rhytidome; b) par la structure et la disposition des éléments du bois (détermination de groupes spécifiques); c) par la présence ou l'absence de cristaux dans les thylles; d) par l'étude de la moelle, des rayons médullaires, de la forme des poils, etc.; e) par la forme et la répartition des cristaux et des

cellules scléreuses; mais ces derniers caractères demandent à être employés avec circonspection; D, dans la feuille: a) par l'étude du pétiole et de la nervure médiane: forme de la ,,caractéristique", du système vasculaire, du revêtement pileux, des cristaux; structure de la moelle et du péricycle; présence ou absence de stomates; b) par l'étude du parenchyme foliaire: forme des cellules épidermiques, des poils; structure des nervilles, de la marge, du mésophylle; présence ou absence d'un hypoderme différencié, de cristaux, de mucilage dans l'épiderme supérieur; épaisseur et aspect de la cuticule; E, dans les organes floraux, le fruit et la graine: par la structure du pédicelle floral, du périanthe, du disque nectarifère, du filet des anthères, du noyau, du spermoderme, des cotylédons; par la présence ou l'absence de poils sur la gemmule.

5⁰ Si Vesque (107) a nié l'existence de caractères anatomiques propres à délimiter le genre et la tribu, c'est sans doute parce que les études de ce savant botaniste ont surtout porté sur la feuille, organe qui, en raison de son adaptabilité, est plus propre à caractériser l'espèce ou ses divisions que les groupes plus importants du règne végétal. Or, les trois genres qui composent la famille des Eléagnacées sont parfaitement délimités par l'anatomie du fruit (induvie), et les deux tribus: *Hippophaées* et *Eléagnées*, par l'anatomie de l'induvie (présence ou absence du noyau), de la tige (origine du périderme), et de la graine (structure du spermoderme).

6⁰ Les caractères les plus fixes et les plus propres à faire reconnaître la famille des Eléagnacées sont empruntés au développement général de la plante et à celui de ses organes, à la structure des stomates, des poils, du gynécée, de l'ovule et du grain de pollen, au système sécréteur, etc.

7⁰ Enfin, un certain nombre de nos observations apportent de nouveaux documents pour l'étude de quelques questions: origine foliaire de la tige; développement de la feuille, de l'anthère, de l'ovule, etc.

II. Biologie.

Un certain nombre de résultats d'ordre particulièrement biologique ayant été résumés à la fin du Chapitre I, nous nous bornerons à compléter ce premier aperçu:

1⁰ Influence d'un milieu souterrain: L'étude des drageons de l'*Hippophae rhamnoides* et des écailles dont ils sont recouverts, nous a fait constater; a) dans les feuilles souterraines: 1⁰ l'absence de tissu palissadique, de chlorophylle et d'oxalate de calcium; 2⁰ une réduction de l'appareil vasculaire; 3⁰ une égale répartition des stomates sur toute la surface de la feuille (absence de stomates sur la face supérieure des feuilles aériennes (*H. rhamnoides*s sp. *eu-rhamnoides*); b) dans les tiges: un affaiblissement du stéréome et un épaississement du parenchyme cortical.

2⁰ Influence de l'altitude: Une altitude élevée détermine dans les feuilles: a) un épaississement relatif du tissu palissadique; b) la formation de stomates à la face supérieure du limbe (dispositions indiquant une accélération de l'activité chlorophyllienne).

3⁰ Influence de la sécheresse: La sécheresse est corrélative d'un plus grand développement des fibres, des cellules scléreuses, de l'épaississement de la cuticule; elle fait apparaître la spinescence chez quelques espèces et détermine en certains cas un remplacement annuel des rameaux.

4⁰ Influence de la culture: La culture favorise le tomentosisme, la formation de l'oxalate de calcium, la production d'anomalies florales, le développement du parenchyme ligneux, etc.

5⁰ Panachure des feuilles. La panachure des feuilles est la conséquence d'une maladie générale de la plante.

6⁰ Feuilles caduques et feuilles persistantes. Le liber est généralement plus développé, toutes proportions gardées, dans les premières que dans les secondes. Les zones annuelles du bois sont beaucoup plus distinctes dans les espèces à feuilles caduques que dans les espèces à feuilles vivaces.

7⁰ Nodosités. Les nodosités que l'on trouve sur les racines des Eléagnacées semblent être utiles à la plante et jouer le même rôle que celles que l'on trouve sur les racines des Légumineuses.

8⁰ Mycorhizes. Le rôle des mycorhizes que l'on rencontre parfois dans l'écorce des racines n'est pas très apparent et il est difficile de dire s'il y a symbiose ou parasitisme.

Rem. — Un certain nombre d'observations relatives à l'oxalate de calcium, aux tannins, à l'amidon étant disséminées en différents points de notre travail, nous résumerons et grouperons les plus importantes d'entre elles en raison de l'intérêt particulier qui s'attache à la formation et au rôle de ces substances: questions qui sont autant de problèmes encore incomplètement résolus; enfin, nous ferons suivre cette étude d'une note sur l'*éléagnine*, substance que nous avons découverte dans les racines de l'*Elaeagnus hortensis*.

Oxalate de calcium.

Forme des cristaux. — L'oxalate de calcium contenu dans les tissus des Eléagnacées revêt la forme de sable ou de cristaux appartenant, soit au système monoclinique: tablettes rhomboédriques, aiguilles, raphides, etc., soit au système quadratique: octaèdres, prismes, etc., mais ce sont les cristaux du système monoclinique qui sont les plus fréquents. Les mâcles en oursins n'existent que dans l'écorce des jeunes radicelles de *Shepherdia canadensis*.

Répartition des cristaux. — L'oxalate de calcium manque totalement dans les poils, dans les cellules du liège, dans

les jeunes drageons avant leur sortie de terre et dans leurs feuilles écailleuses, dans les racines, sauf dans les radicelles de *Sh. canadensis*, dans l'épiderme inférieur des feuilles; il est rare dans la moelle des tiges, dans le parenchyme ligneux, dans l'endoderme, dans les cellules scléreuses du péricycle ou du liber, dans l'épiderme supérieur des feuilles; il s'accumule parfois d'une façon très curieuse dans les thylles des trachéo-fibres du bois; il est particulièrement abondant dans les feuilles et dans les organes floraux où il existe en plus grande quantité que dans la tige.

Dans les feuilles, l'oxalate de calcium s'amasse surtout sur la face ventrale, dans les cellules palissadiques, et au voisinage des nervures; le pétiole en est généralement moins riche que le limbe, mais il peut contenir de plus gros cristaux et de formes différentes; dans les organes floraux, l'oxalate de calcium, toujours présent au périanthe, peut se localiser d'une façon très particulière en certaines régions: disque nectarifère (*E. hortensis*), nucelle (*H. rhamnoides*), secondine (*E. umbellata*); dans les tiges, il peut exister des dépôts cristallins dans les différentes régions anatomiques, mais en quantité très variable: c'est le liber, et notamment ses rayons médullaires, qui paraît en contenir le plus; dans l'écorce, l'oxalate occupe surtout la zone externe, c'est-à-dire celle où il y a davantage de chlorophylle.

Nous n'avons pas observé de diminution bien sensible dans les dépôts cristallins le long d'un même entrenœud, comme l'a constaté Amar (1) pour un certain nombre de plantes non ligneuses; mais cette diminution s'opère nettement au-dessous du niveau des premières branches pour arriver à être complète au voisinage de la racine où il n'existe généralement pas d'oxalate de calcium.

Valeur des caractères taxinomiques basés sur la présence ou l'absence des cristaux et sur leurs formes. — D'après nos observations sur les Eléagnacées:

1⁰ La présence et l'absence de cristaux d'oxalate de calcium dans une région déterminée de la plante ne peut constituer un caractère spécifique suffisamment sûr, à priori, attendu que nous avons assez souvent constaté des manières d'être différentes au sein de quelques espèces, suivant les formes et parfois même suivant les échantillons étudiés; cependant, dans un grand nombre de cas, nous avons aussi reconnu une remarquable fixité dans la présence des cristaux. Cette fixité peut être observée dans toutes les parties de la plante, mais elle se manifeste surtout dans les organes floraux, dans les rayons médullaires et les cellules cristalligènes du liber, dans les thylles des vaisseaux ligneux; au contraire, les conditions les plus variables nous ont été offertes par l'écorce et surtout par le limbe foliaire, organes des plus soumis à l'influence du milieu.

Dans les recherches comparatives effectuées sur les dépôts cristallins de la feuille, il faut, du reste, avoir soin de s'adresser à des organes du même âge, car l'oxalate de calcium ne se forme

que peu à peu dans la feuille, au fur et à mesure de son développement, et il arrive même que des cristaux de forme spéciale se constituent brusquement au moment de la chute des feuilles, comme nous l'avons constaté chez *E. umbellata* ssp. *magna* dont la feuille adulte, normalement pourvue d'aiguilles d'oxalate de calcium, se charge tout à coup de gros octaèdres à l'approche de sa chute.

2° La forme des cristaux, pas plus que leur absence ou leur présence, ne peut constituer un caractère spécifique absolu, car dans quelques espèces, mais en petit nombre, il est vrai, nous avons constaté des variations de forme; cependant, d'une façon générale, les caractères issus de la forme des cristaux nous paraissent beaucoup plus sûrs et constants que ceux qui font appel à leur existence.

En résumé, ce n'est donc qu'avec beaucoup de circonspection, et en les associant à d'autres données, que l'on doit utiliser en taxinomie les caractères fournis par les cristaux d'oxalate de calcium.

Rôle de l'oxalate de calcium. — Comme pour le tannin, deux opinions principales ont été émises sur le rôle de l'oxalate de calcium. Pour certains botanistes, notamment Wehmer (115) et Amar (1), l'oxalate est un produit de déchet qui ne se redissout plus une fois déposé et reste indéfiniment, sans être employé, à l'endroit où il s'est formé; pour d'autres, au contraire, tels que Alberti, loc. cit., Schimper (92), Kraus (56), Wahrlich (112), cette substance constitue une réserve susceptible d'être solubilisée et utilisée par la plante.

Nous estimons qu'il n'y a rien d'absolu dans ces deux opinions, et que si l'oxalate a le plus souvent les caractères d'un produit d'excrétion, il peut aussi, en certains cas, être dissous et disparaître des tissus où il s'était accumulé. En effet, l'étude de la répartition des cristaux d'oxalate de calcium nous a montré que l'abondance de ces cristaux était fréquemment en relation avec l'activité chlorophyllienne dont ils seraient manifestement un résidu (dépôts considérables d'oxalate dans les feuilles et spécialement dans les assises palissadiques, dans la région périphérique de l'écorce; absence de cristaux dans les racines, dans les tiges souterraines; diminution des dépôts à mesure que l'on s'éloigne du limbe foliaire et de la région libérienne des tiges où la sève élaborée achèverait d'abandonner la plus grande partie de son oxalate; accumulation progressive des dépôts dans les organes au fur et à mesure qu'ils avancent en âge, etc.); d'autre part, nous avons à rappeler un certain nombre d'observations ne laissant nul doute sur la solubilisation possible de l'oxalate de calcium, substance qui, d'après Kraus (56), se dissoudrait lentement dans les acides végétaux et même dans leurs sels.

Nous avons donc vu disparaître les cristaux d'oxalate de calcium: 1° dans l'écorce de l'épicotyle de la plantule de l'*E. multiflora* (disparition partielle); 2° dans les cellules cristalligènes du liber de l'*E. hortensis*, au moment de leur écrasement (disparition totale); 3° dans le périanthe des fleurs pendant sa transformation en fruit induvié (disparition presque totale); 4° dans le nucelle de

l'ovule de l'*H. rhamnoides* (les nombreux cristaux de ce nucelle sont dissous en même temps que les éléments cellulaires qui les contiennent, et l'on peut supposer que leur substance passant dans le sac embryonnaire est employée à former les corpuscules minéraux qui constituent un globoïde diffus au sein des grains d'aleurone de l'albumen ou des réserves cotylédonaires); 5⁰ dans le tégument interne de l'ovule de l'*E. umbellata*; mais, en ce cas, on retrouve dans la graine mûre, entre les cotylédons et le spermoderme, des amandes cristallines ayant la constitution des sphérocristaux, et dont la matière première serait l'oxalate de calcium (octaèdres) du tégument interne préalablement dissous; 6⁰ dans le tégument externe de l'ovule de l'*E. pungens*. En effet, ce tégument, d'abord abondamment pourvu de cristaux, n'en renferme plus aucun dans la partie qui subsiste pour former le tégument séminal.

Amidon.

Dans son étude de physiologie sur l'amidon, d'Arbaumont (2), signale quelques observations dont nous avons vérifié l'exactitude et se rapportant au „Chalef à rameaux réfléchis", espèce que nous croyons être *E. pungens* ssp. *reflexa*.

D'après d'Arbaumont: 1⁰ la résorption de l'amidon est centripète; elle ne se produit donc pas en commençant par la partie centrale des rayons médullaires du bois, comme l'indique la loi générale posée par Mer (67); 2⁰ le pigment vert qui imprègne les grains d'amidon de la moelle au début disparaît assez promptement; 3⁰ „l'amidon persiste en hiver plus ou moins réduit, avec une tendance manifeste à se concentrer dans les régions profondes ou dans les tissus incolores de la tige (12 janvier)".

A ces observations, nous ajouterons les remarques suivantes que nous avons faites sur des rameaux âgés d'un an, dans la région moyenne des entrenœuds (*Hippophae rhamnoides*, *Shepherdia canadensis*, *Elaeagnus pungens*).

1⁰ Les réserves amylacées sont surtout abondantes vers la fin août.

2⁰ Il se produit une diminution notable de ces réserves durant l'hiver, surtout chez *E. pungens*. A ce sujet, rappelons que les bourgeons de l'*E. pungens* se développent à l'automne et que les jeunes rameaux produisent des fleurs pendant tout l'hiver. La régression de l'amidon commence dans les premiers jours de septembre chez *E. pungens*, mais beaucoup plus tard et avec moins d'intensité chez les *Elaeagnus* à feuilles caduques, ex. *E. multiflora*, ainsi que chez *H. rhamnoides* et *Sh. canadensis*, soit vers la fin novembre. D'une manière générale, cette régression débute par l'écorce et le liber, ainsi que l'a indiqué d'Arbaumont pour *E. pungens* ssp. *reflexa*; toutefois, dans les rayons médullaires et le parenchyme ligneux, la disparition de l'amidon s'effectue en direction centrifuge, comme en témoignent les matières brunes, tanniques, consécutives à la destruction des réserves amylacées.

De l'ensemble de ces observations, il faut donc retenir que la vie est simplement ralentie en hiver et non complètement suspendue, comme l'ont établi d'autre part Van Tieghem et Bonnier par l'étude des échanges gazeux.

3° Dans la moelle des tiges, l'amidon se localise plus ou moins tôt dans la couronne (zone périmédullaire) et dans certaines cellules de la région centrale plus petites que les cellules voisines, disposées en files longitudinales simples ou doubles et anastomosées entre elles. Dans quelques espèces d'*Elaeagnus* (*E. arborea*), ces cellules se distinguent en outre des autres par des parois épaisses plus ou moins sclérifiées; mais, chez les *Shepherdia* et les *Hippophae*, leurs parois restent toujours minces. Les cellules de la moelle ainsi spécialisées se colorent toutes en bleu par le bleu d'aniline et par le bleu de méthylène; d'Arbaumont leur donne le nom de ,,cyanocytes". Dans la famille des Eléagnacées, ces réactions sont dues à une substance tannoïde, laquelle devient de plus en plus abondante à mesure que les grains d'amidon s'altèrent davantage; avec le temps, elle prend des colorations diverses (jaune, brun, brun-rouge, brun-noirâtre, etc.) qui sont aussi celles de la moelle des tiges.

4° Les grains d'amidon de la moelle des tiges, comme ceux des rayons médullaires, sont ordinairement agglutinés en petits groupes de 2—4; leur altération commence dans leur partie centrale (ils prennent alors une couleur rose-violacé sous l'action de l'iodure de potassium iodé), et ils laissent des résidus squelettiques en forme de croissants ou d'anneaux plus ou moins fugaces; dans l'écorce et le liber, nous n'avons pas observé ce mode de destruction: les grains d'amidon nous ont paru diminuer peu à peu de volume en restant semblables à eux-mêmes.

5° Les grains d'amidon de l'endoderme sont légèrement plus gros que ceux de l'écorce et disparaissent en grande partie en même temps que ceux de l'écorce et du liber.

6° Chez *H. rhamnoides*, il n'y a plus d'amidon dans la région périmédullaire et dans le bois, au bout de 5 à 6 ans; il est alors remplacé par des produits bruns, tanniques.

Tannins.

Substances tannoïdes des Eléagnacées. Les substances tannoïdes, très abondantes chez les Eléagnacées, paraissent de composition variable. Au moment de leur formation, et examinées sans l'aide d'aucun réactif, elles constituent des masses incolores d'aspect vitreux; celles qui sont contenues dans les assises externes du liège, dans le bois et la moelle, prennent en vieillissant des couleurs jaunes ou rouges plus ou moins foncées; mais celles que l'on trouve dans le liber, l'écorce ou le parenchyme foliaire des feuilles non maculées, demeurent généralement incolores, tant que la vie subsiste dans la région correspondante. Dans les plantes desséchées, les tannoïdes forment au sein des cellules des masses solides diversement colorées suivant les espèces et très résistantes à l'action de l'eau de Javel. Ce dissolvant,

même très concentré, laisse souvent subsister, surtout dans le parenchyme libérien et le parenchyme pétiolaire, la paroi propre de la vésicule tannifère; cette paroi, d'aspect collenchymateux, se colore en rouge-brique par le „Réactif genevois“ et fixe d'une façon remarquable le vert d'iode; elle serait donc de nature pectique. Les plantes dont le revêtement pileux est de couleur claire sont aussi celles dont les tannoïdes desséchés sont de couleur plus pâle.

Le limbe d'un certain nombre de feuilles est taché de macules de diverses nuances: elles sont rousses chez *E. latifolia*, *E. triflora*, etc., brun-acajou chez *E. Cumingii*, vert noirâtre chez *E. rotundifolia*, *E. triflora* ssp. *rigida*; elles apparaissent sur les jeunes feuilles dès leur sortie du bourgeon et sont dues à des produits tanniques accumulés, soit dans la première, soit dans la seconde assise de palissades. Remarquons que toutes les espèces à feuilles maculées appartiennent aux régions équatoriales et que l'utilité des macules, si utilité il y a, ne doit donc pas être recherchée dans leur grand pouvoir absorbant pour les rayons calorifiques de la lumière solaire.

Répartition des tannins. — Les tannins prenant une couleur foncée dans les plantes desséchées, la recherche de leur localisation se fait aisément quand on utilise des matériaux d'herbiers, bouillis; mais l'emploi de matériaux frais nécessite l'usage de certains réactifs bien connus: perchlorure de fer, bichromate de potassium, acide osmique, bleu de méthylène, acide picrique, etc.

L'étude de la répartition des tannins a été faite en même temps que celle de la structure anatomique des différents organes et nous ne rappellerons que les remarques les plus importantes.

Les substances tanniques abondent chez les Eléagnacées et se rencontrent dans toutes les parties de la plante; elles s'accumulent, soit dans des cellules non différenciées, disséminées à l'intérieur des tissus, soit dans des cellules spéciales, de situation déterminée et constituant en certaines régions anatomiques (péricycle et région extérieure du liber) un appareil tannifère continu comparable aux laticifères articulés. C'est dans les parenchymes corticaux, foliaires, ligneux et médullaires; dans les jeunes fruits, que l'on trouve surtout des cellules tannifères indifférenciées. Les assises externes du liège péridermique sont toujours fortement chargées de produits bruns, d'origine tannique; les poils, la moelle des tiges doivent leurs colorations aux tannoïdes qu'ils renferment; l'épiderme est rarement tannifère; on remarque cependant des cellules épidermiques tannifères papilliformes à la face inférieure des feuilles de l'*Hippophae rhamnoides*, où elles jouent un rôle modérateur de la transpiration; l'assise mécanique des anthères est particulièrement riche en tannins, surtout dans le genre *Elaeagnus*, même avant la formation des épaississements lignifiés.

Mais les tannifères les plus intéressants des Eléagnacées sont ceux que l'on observe dans la moelle des tiges, dans le péricycle et la partie externe du liber, où ils forment des files longitudinales, anastomosées, simples ou composées. Dans la moelle, les cellules

qui constituent ces files sont un peu plus plus étroites que les cellules voisines et leurs parois sont fréquemment plus épaisses. Dans le péricycle et dans la région externe du liber, les cellules tannifères sont étroites, très allongées, placées bout à bout et souvent pourvues de ponctuations de forme spéciale sur leurs parois latérales (ponctuations saillantes).

Les réserves tanniques semblent donc être ici renfermées dans un appareil conducteur qu'il est possible de suivre assez facilement, à l'aide du bleu de méthylène, tout le long du système vasculaire libéro-ligneux; dans l'ovule, cet appareil est en relation avec les cellules allongées de la base du nucelle, cellules dont le rôle paraît être de conduire au sac embryonnaire ses éléments nutritifs; dans la feuille, les tannifères suivent les nervures dans toutes leurs ramifications et prennent contact avec les cellules à tannin du parenchyme palissadique ou de l'assise du tissu lacuneux qui longe l'épiderme inférieur.

Origine et rôle des tannins. — La formation du tannin est le plus souvent liée, soit à la régression du contenu protoplasmique: tannin des poils, des scléréides, des fibres, de l'assise mécanique de l'anthère, du liège, des macules foliaires, de l'appareil tannifère péricyclique, etc., soit à la destruction de l'amidon: tannins des rayons médullaires, de la moelle, du parenchyme ligneux, etc.

Il semble donc que les tannins doivent être considérés comme des substances de déchets. Très souvent, en effet, ces substances sont définitivement abandonnées par la plante: tannins des poils, du liège, du vieux bois, de la moelle, des feuilles où ils s'accumulent jusqu'à leur chute, etc.; mais en d'autres cas, elles constituent des réserves destinées à être employées ultérieurement par la plante. Il est aujourd'hui bien établi que les tannins diminuent pendant la maturation des fruits et qu'ils font place à du glucose (Gerber [39]). d'Arbaumont (2) a remarqué, et nous avons cru remarquer aussi, que le tannin est surtout abondant en hiver pendant la régression de l'amidon et qu'il diminue au printemps, époque à laquelle il serait utilisé; d'Arbaumont suppose qu'il serait alors employé à régénérer l'amidon, mais on peut aussi émettre l'idée qu'il serait directement consommé par les foyers de croissance où il serait transporté par l'appareil conducteur que nous avons signalé.

Pour ce qui concerne l'ovule, les tannins amenés à la base du nucelle seraient transformés en glucose par la „cellule antipode" qui occupe l'extrémité du sac embryonnaire, car cet organe ne renferme pas de tannins, ainsi que le démontre l'étude des matériaux fixés au liquide de Bouin, dont l'acide picrique est éminemment propre à révéler les substances tannoïdes.

Eléagnine.

Les jeunes cellules du liège des racines de l'*E. hortensis*, ainsi que l'endoderme et le péricycle des radicelles avant le dépérissement de l'écorce, contiennent une substance fluorescente, un

glucoside?, à laquelle nous donnons le nom d'éléagnine. Cette substance, de couleur jaune-verdâtre, est sous la forme de gros globules arrondis, au nombre de 1—3 par cellule, ou bien remplit un grand vacuole souvent replié en arc.

L'éléagnine est peu volatile et insoluble dans l'eau; sa saveur paraît être astringente et légèrement amère; elle se dissout faiblement dans l'alcool et l'éther ordinaire (liqueur d'un vert léger), mais beaucoup mieux dans l'acide acétique (liqueur jaune-verdâtre) et l'ammoniaque (liqueur plus foncée que la précédente). Toutes ces dissolutions sont douées d'une belle fluorescence verte et on les obtient facilement en laissant macérer pendant quelques instants le liège des racines dans les dissolvants que nous venons de citer. Lorsqu'on examine des coupes minces dans l'alcool ou l'éther, on voit d'abord les globules d'éléagnine se vacuolariser, puis se fragmenter au bout de quelques heures en globules plus petits; en faisant agir l'acide acétique ou l'ammoniaque, la dissolution s'effectue progressivement de la périphérie vers le centre avec rapidité et les contenus cellulaires prennent une teinte uniformément verte. Le réactif de Milon, le chlorure d'or, l'acide osmique brunissent légèrement les globules d'éléagnine; le perchlorure de fer, le bichromate de potassium sont sans action; ces réactions suffisent pour distinguer nettement l'éléagnine des tannins, mais une simple immersion dans l'eau de Javel conduit au même résultat. En effet, si après avoir plongé une coupe dans l'eau de Javel diluée, on la retire aussitôt pour l'examiner dans l'eau pure, on voit que les cellules à tannin ont pris une couleur brunâtre sous l'action oxydante du chlore, tandis que les globules d'éléagnine ont conservé leur teinte verte. La teinture d'Alkanna, de Guignard, donne d'abord une teinte grisâtre aux globules d'éléagnine, mais l'acide acétique qu'elle contient les vacuolarise assez vite pour ne laisser subsister qu'un réseau incolore; en versant un peu de réactif de Milon dans une dissolution acétique d'éléagnine, on obtient instantanément un précipité brun qui se fonce de plus en plus quand on chauffe. La dissolution ammoniacale s'altère assez rapidement en passant progressivement du vert au brun foncé; au bout d'un an, l'altération est complète et la liqueur a perdu sa fluorescence. Les dissolutions alcooliques et acétiques sont beaucoup plus fixes et paraissent peu altérées après le même laps de temps.

III. Systématique.

1⁰ L'anatomie s'accorde avec la morphologie pour distinguer dans la famille des Eléagnacées: a) 3 genres; *Hippophae, Shepherdia* et *Elaeagnus*; b) 2 tribus: les *Hippophaées* (genres *Hippophae* et *Shepherdia*) et les *Eléagnées* (genre *Elaeagnus*); en outre elle met en évidence certaines affinités entre les genres et les espèces d'un même genre.

2⁰ La famille des Eléagnacées paraît devoir être rangée auprès des Protéacées, des Pénéacées et des Thyméléacées.

Index bibliographique.

1 Amar (M.), Sur le rôle de l'oxalate de calcium, *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome XIX, p. 195 (1904).
2 Arbaumont (d'), Evolution de la chlorophylle et de l'amidon. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, p. 319 (1901).
3 Bachmann (O.), Untersuchungen über die systematische Bedeutung der Schildhaare. *Flora* S. A., p. 17 (1886).
4 Baillon (H.), Histoire des Plantes, tome II, p. 487 (1879).
5 Bary (de), Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, p. 59, 62, 67, 73, 171, 496 (1877).
6 Beddard (F. E.), A Text-Book of Zoogeography (1895).
7 Bertrand, Théorie du faisceau. *Bull. sc. du département du Nord* (1880).
8 Bonnier (G.), Les Nectaires. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome VIII, p. 5 (1879).
9 — Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, t. XX, p. 217 (1894).
10 — Le Monde végétal p. 258, Paris (1907).
11 — Traité de Botanique, p. 416 (1901).
12 — Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et dans la tige. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, tome CXXXI, p. 781 (1900).
13 — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, tome CXXXI, p. 1276 (1900).
14 Borodine, Sur le dépôt d'oxalate de calcium dans les feuilles. *Travaux de la société des nat. de St. Pétersbourg* (1899).
15 Capus (G.), Anatomie du tissu conducteur. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome VII, p. 209 (1879).
16 Chauveaud (G.), Sur l'évolution des tubes criblés primaires. *Comptes-rendus Acad. des sciences* (8bre 1897).
17 — Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes. *Comptes-rendus Acad. des sc.*, t. CXX (1895).
18 Chodat (R.), Procédé de double coloration pour les tissus végétaux. *Arch. des sc. phys. et nat.*, III période, vol. XXV, p. 465 (Ref. in Just's Jahrb. XX, p. 564), Genève (1891).
19 — Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intercellulaire. *Congrès intern. de bot. à l'Exposition universelle de 1900*, Paris (1900).
20 — Parasites des racines d'Alnus, de Rhamnus, et d'Hippophae. *Bull. de l'Herbier Boissier*, 2ème série, tome IV, p. 296 (1904).
21 — Principes de botanique (1907).
22 Clos (D.), La théorie du pétiole dans la fleur. *Mém. de l'Acad. des sc. de Toulouse*, Xème série, tome I (1901).

23 — Clos (D.), La feuille florale et le pistil. *Mém. de l'Acad. des sc. de Toulouse*, 8ème série, tome II, pp. 197—224 (1880).

24 Col (A.), Sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. *Ann. des sc. nat.*, p. 1 (1904).

25 Costantin (J.), Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome XVI, p. 5 (1883).

26 Douliot (H.), Recherches sur le périderme. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome X, p. 332 (1889).

27 Dubard (M.), Plantes à bourgeons radicaux. *Ann. des sc. nat.*, tome XVII, p. 109 (1903).

28 De Candolle (A. P.), La Phytographie, p. 96 (1880).

29 De Candolle (C.), Anatomie comparée des feuilles. *Mémoires de la soc. phys. et hist. nat.*, Genève, tome XXVI (1879).

30 Eichler (Dr. A. W.), Blüthendiagramme, p. 495 (1875).

31 Engler (Dr. A.), Syllabus der Pflanzenfamilien, p. 145 (1903).

32 Flahault (Ch.), Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome VI, p. 139 (1878).

33 Flot (L.), Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. *Revue générale de bot.*, p. 460 (1905).

34 Garcin, Développement des fruits. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome XII, p. 175 (1890).

35 Gaucher (L.), Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, t. XV, p. 161 (1902).

36 Gérard (R.), Anatomie comparée végétale appliquée à la classification. *Thèse d'agrégation* (1884).

37 — Passage de la racine à la tige. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome XI, p. 279 (1881).

38 — Traité pratique de micrographie (1887).

39 Gerber (C.), Recherches sur la maturation des fruits charnus. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome IV (1897).

40 Gilg (E.), Elaeagnaceae. *Die Pflanzenfamilien*, III, 6 a, pp. 246—251 (1894).

41 — Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Thymeleales und über die anatomische Methode. *Engl. Bot. Jahrb.*, XVIII, pp. 489—574 (1894).

42 Goldfluss, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. *Journ. de bot.* (1899).

43 Grélot (P.), Sur le système libéro-ligneux floral. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome V (1897).

44 Gris (A.), La moelle des plantes ligneuses. *Ann. des sc. nat.*, tome XIV, p. 34 (1872).

45 Guérin, Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames, Paris (1904).

46 Guignard (L.), Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome XIII (1882).

47 — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. de bot.*, 7ème année (1893).

48 — La double fécondation chez les Renonculacées. *Journ. de bot.*, tome XV (1901).

49 Hanstein, Die Entwicklung des Keimes. *Bot. Abhandlungen*, Bonn (1876).

50 Haug (E.), Les Géosynclinaux et les aires continentales. *Bull. soc. Geol. France*, 3ème série, t. XXVIII, p. 617 (1900).
51 Houlbert (C.), Recherches sur la structure comparée du bois secondaire des Apétales. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome XVII, p. 1 (1893).
52 Hutton (F. W.), On the Geographical Relations of the New-Zealand Fauna. *Transact. New-Zeal. Institute*, V (1872).
53 Ihering (H. von), On the ancient Relations between New-Zealand and South-America. *Transact New-Zeal. Institute*, XXIV, p. 431 (1891).
54 Knuth (P.), Handbuch der Blüthenbiologie, Bd. III, Teil I, p. 524 et Bd. II, p. 41 (1902).
55 Köppen (Th.), Geogr. Verbr. der Holz. des Europ. Rußlands und Kaukasus, Bd. I und Bd. II, St. Pet. (1888).
56 Kraus, Über Calcium Oxalat. *Bot. Centr.* XL, IX (1899).
57 Lalanne (G.), Caractères anatomiques des feuilles persistantes. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, vol. 44, 5ème série, tome IV, p. 101 (1890).
58 Lapparent (de), Leçons de géographie physique, 2ème éd., p. 586 (1898).
59 Leclerc du Sablon, Recherches sur la déhiscence et la structure des anthères. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome I, p. 97 (1897).
60 — Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres. *Rev. générale de bot.*, tome XVIII (1906).
61 Lemoine (P.), Etudes géologiques dans le nord de Madagascar, p. 466 et suiv., Paris (1906).
62 Lhôtelier (A.), Recherches sur les plantes à piquants. *Rev. générale de bot.*, no. V, pp. 480—483 (1893).
63 Lignier (O.), De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur le parcours, la distribution et le contact de ses faisceaux libéro-ligneux. *Bull de la Société Linnéenne de Normandie* (Xbre 1888 et avril 1899).
64 Matthews (W. D.), Hypothetical outlines of the Continents in Tertiary Times. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, XXII (1906).
65 Maximowicz, Mélanges biologiques, VII, p. 358 (1870).
66 Mentovitch (F.), Studirte die Histologie des Markes der Dicotyledonen (1885); s. Just (1885) 1, p. 788.
67 Mer, Des variations qu'éprouve la réserve amylacée des arbres aux diverses époques de l'année. *Bull. soc. bot. de France*, p. 99 (1898).
68 Mirande (M.), Sur l'origine pluricarpellaire du pistil des Lauracées. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences* (30. sept. 1907).
69 Moeller (J.), Beitr. zur vergleichenden Anatomie des Holzes. *Denkschr. der K. Ac. d. Wiss.*, Wien, p. 42, bzw. 338 (1876).
70 — Anatomie der Baumrinden, pp. 116—119 (1882).
71 Mohl (H.), Sur la structure et les formes des grains de pollen. *Ann. des sc. nat.*, 2ème série, tome III, p. 304 (1835).
72 Möller, Encyclopädie der gesammten Pharmacie, VIII, p. 478. Leipzig (1891).
73 Molliard (M.), Homologie du massif pollinique et de l'ovule. *Rev. générale de bot.*, tome VIII, p. 273 (1896).
74 — Hypertrophie pathologique des cellules végétales. *Rev. générale de bot.*, tome IX, p. 33 (1897).
75 Morot, Recherches sur le péricycle. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome XX, p. 218 (1885).

76 Nawaschine, Resultate einer Rev. der Befr. *Bull. Acad. sc. St. Pét.* (1898).
77 Nordlinger, Querschnitte von Holzarten, Stuttgart (1852).
78 Ortmann (A. E.), The geographical Distribution or freshwater Decapodes. *Proceed. of the philosoph. Society.* Philadelphie, XLI, p. 267 (1902).
79 Parmentier (P.), L'espèce végétale en classification. *Journ. de bot.* (X^{bre} 1897).
80 — Du rôle de l'anatomie pour la distinction des espèces critiques ou litigieuses. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome II, p. 5 (1896).
81 Payer, Traité d'organogénie de la fleur (1857).
82 Petersen, Vedanatomi, pp. 55—56 (1901).
83 Petit, Le pétiole des Dicotylédones. *Mem. de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux,* 3ème série, tome III, pp. 217—404 (1887).
84 Piccioli, Legnami. *Bull. Siena,* p. 178 (1906).
85 Pitard, Recherches sur l'évolution et la valeur anatomique et taxinomique du péricycle des Angiospermes. *Thèse de Bordeaux,* p. 90 (1901).
86 Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, p. 100 (1875).
87 Rauter, Trichomgeb. in *Denkschr. Wiener Akad.* S. A., pp. 7—8, Taf. 1, II (1871).
88 Richard (A.), Monographie des Eléagnées. *Mém. de la Soc. d'Hist. naturelle de Paris,* 1, pp. 375—408, tab. 24—25 (1823).
89 Rijn, Die Glykoside, p. 156, Berlin (1900).
90 Rodrigue (A.), Les feuilles panachées et les feuilles colorées. *Mém. de l'Herbier Boissier* (30 juin 1900).
91 Sarton (A.), Recherches expérimentales sur l'anatomie des plantes affines. *Ann. des sc. nat.*, 9ème série, tome II, p. 1 (1905).
92 Schimper (W.), Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. *Bot. Zeit.*, tome 46 (1888).
93 Schlechtendal (von), Elaeagnaceae in D. C. Prodr. XIV, p. 606 (1857) et in *Linnaea* XXX (1860) et in *Linnaea* XXXII (1863).
94 Solereder (H.), Ueber den systematischen Wert der Holzstructur bei den Dicotyledonen, München, p. 234 (1885).
95 — Systematische Anatomie der Dicotyledonen, p. 816. Stuttgart (1899).
96 Strasburger (Ed.), Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jéna (1878).
97 — Das botanische Praktikum, III ed., Jéna (1897).
98 Thomas (J.), Anatomie comparée et expérimentale des feuilles souterraines. *Rev. générale de bot.*, tome XII, p. 395 (1900).
99 Valiczek, Studien über die Membranschleime. *Rev. générale de bot.*, tome IX, p. 151 (1897).
100 Van Tieghem (Ph.), Recherches sur la symétrie de structure. *Ann. sc. nat.*, 5ème série, tome XIII (1871).
101 — Recherches sur la structure et les affinités des Thyméléacées et des Pénéacées. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome XVII, p. 285 (1893).
102 — Sur l'Hypostase. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome XVII, p. 347 (1903).
103 — L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. des sc. nat.*, 8ème série, tome XIV, p. 213 (1901).
104 — Traité de Botanique, 2ème éd., vol. I et II (1891).
105 Van Tieghem et Douliot, Origine des radicelles des Dicotylédones. *Ann. des sc. nat.*, 7ème série, tome VIII, p. 103 (1888).

106 Vesque (J.), Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome VIII (1879).

107 — De l'anatomie des tissus appliquée à la classification des plantes. *Feuille des jeunes naturalistes* (9bre 1889 à 8bre 1890).

108 — L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome XIII, p. 5 (1881).

109 — L'anatomie des tissus appliquée à la classification des plantes. *Nouvelles archives du Muséum*, 2ème série, tome IV (1881).

110 Viguier (R.), Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées, p. 185, *Thèse de Paris* (1906).

111 Vuillemin (P.), La subordination des caractères de la feuille dans le Phyllum des Anthyllis, Nancy (1892).

112 Wahrlich, Ueber Calcium Oxalat. *Pflanzen-Inaug.* Dissert. Warburg (1892).

113 Warming (E.), De l'ovule. *Ann. des sc. nat.*, 6ème série, tome V, pp. 177—266 (1878).

114 — Wurzelknollchen bei den Eleagneen. Smaa biologiske og morfologiske Bidrag in *Botanik Tidsskrift*, 3 R. 1 Bd. (1875).

115 Wehmer, Das Calcium Oxalat. *Berichte der Deutsch. bot. Ges.* (juin 1899).

116 Westermaier, Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermensamenknospe, Halle (1890).

117 Zimmermann (A.), Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern. *Berichte der Deutsch. bot. Gesellschaft* (avril 1890).

Table des Matières.

ERRATA.

Page 174, fig. 26, 3ème ligne, au lieu de **initiales de la tige,** lire **initiales du cylindre central.**

,, 183, fig. 33, 2ème ligne, au lieu de **de cotylédon,** lire **des cotylédons.**

,, 201, fig. 43, 2ème ligne, au lieu de **3, de la tige,** lire **3, du cylindre central.**

,, 372, fig. 133, 4ème ligne, au lieu de **t e,** lire **l t e.**

,, 384, fig. 138, 3ème ligne, au lieu de **f r,** lire **f v.**

,, 404, 3ème ligne en remontant, au lieu de **sp. eu-rhamnoides,** lire **ssp. eu-rhamnoides.**

Ein Besserungsversuch am System der Gramineen.

Von

Ernst H. L. Krause,

Straßburg i. E.

(Mit 17 Abbildungen im Text.)

A. Einleitung und Fragestellung.

So alt wie die systematische Botanik ist die Klage über die Gräser, die sich nicht in befriedigender Weise wollen ordnen lassen. Das fängt in Tourneforts Institutionen an und klingt noch heute sehr lebhaft. „Keine einzige Tribus, keine einzige große Gattung ist sicher begrenzt", heißt es bei Hackel in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (II, 2 Seite 16. 1887).

Während die meisten Forscher lediglich die augenfälligen, wenn auch nur für das bewaffnete Auge auffälligen Merkmale aufzeichneten und nach deren Übereinstimmung oder Abweichung die Sippen zusammenstellten und schieden, haben zwei Morphologen der alten Schule bereits darauf aufmerksam gemacht, daß das Vorkommen von Bastarden ein Fingerzeig sei auf die Verwandtschaft ihrer Eltern — diese beiden waren Godron und Röper. Ersterer hatte *Aegilops* und *Triticum* gekreuzt, schloß aus dem Gelingen dieses Versuches, daß beide Sippen nicht generell verschieden seien, und fand nun leicht eine bis dahin übersehene morphologische Übereinstimmung derselben. Aber zu seiner Zeit (Godron, de l'espèce erschien 1859) kannte man längst auch *Lolium perenne* × *Festuca elatior* und *Elymus arenarius* × *Triticum repens*. Deren Elternpaare morphologisch zu trauen, gelang Godron nicht; seine Lehre, daß bastardbildende Arten gleichen Generis sein müßten, wollte er auch nicht durch Ausnahmen einschränken, und — er schwieg diese Fälle tot! Johannes Röper war auch ein konservativer Mann; er begnügte sich damit, seine Schüler darauf aufmerksam zu machen, daß *Elymus arenarius* weiter nichts sei als ein *Triticum*, und daß *Lolium* mit *Festuca* viel näher verwandt zu sein scheine als mit *Hordeum*. So wie er weiter gegangen wäre, hätte er ja eingebürgerte Artnamen abändern müssen — und Wiedertäufer waren ihm ein Greuel. Infolge seiner Auseinandersetzungen steht trotzdem in

Fisch und Krauses Flora von Rostock (1879) „*Triticum arenarium* Röper".

Röper war strenggläubiger Lutheraner, verband also mit dem Ausdrucke „Verwandtschaft" in der Systematik einen ganz anderen Begriff, als wir heute gewohnt sind. Die Arten waren für ihn Schöpfungen, die Abarten einer Art also blutsverwandt; wie aber die dem Forscher offenbare nähere oder fernere Verwandtschaft von Arten zu verstehen sei, darüber sagte er nichts, seine Vorstellung vom Wesen der Gattung, Ordnung usw. war anscheinend eine mystische. Erst die Deszendenzlehre ermöglicht es uns, mit dem Ausdrucke der systematischen Verwandtschaft den Begriff gleicher Abstammung zu verbinden. Und eigentlich versteht es sich nun von selbst, daß wir Sippen, zwischen denen Kreuzungen vorkommen, im Systeme zusammenbringen.

Im 83. Bande (1898) des Botanischen Centralblattes (Florist. Notizen II S. 3) habe ich die Gattung *Lolium* zu *Festuca* eingezogen, lediglich aus dem Grunde, weil Bastarde zwischen dieser und jenem vorkommen. Später habe ich aus den Bildern F. T. L. Nees van Esenbecks (Genera plant. German. I 1843) und den Angaben Hackels (in den „Natürl. Pflanzenfamilien" a. a. O.) gesehen, daß *Lolium* in der Form der Lodikel und Zusammensetzung der Stärkekörner sich von der ganzen Gersten- und Weizensippe unterscheidet, dagegen mit *Festuca* übereinstimmt. Und schließlich ist zwischen *Lolium* und *Festuca* kein anderer Unterschied übrig geblieben, als die Unterdrückung oder Streckung der ersten Internodien der Blütenstandszweige.[1]) Die Berücksichtigung der Lodikel und der Stärkekörner machte noch weitere Verbesserungen des landläufigen Grassystems möglich, wie ich in meinen „Beiträgen" (Beitr. z. natürl. System der Gräser, in Verhandl. naturh. Ver. preuß. Rheinl. 59, 2. 1903) auseinandergesetzt habe. Insbesondere wurde den *Chlorideen* ein höherer Rang zuerkannt, und aus der Masse der alten *Poaeoideae* wurden die *Frumenteae* ausgeschieden. Freilich blieben nach Aussonderung der *Bambuseae, Paniceae* (inkl. *Oryzeae*), *Chlorideae* und *Frumenteae* noch schätzungsweise 1900 Arten bei dem unteilbaren Reste der *Eugramineae*. Im Jahre 1907 schrieb ich eine Exkursionsflora für Deutschland (Schriften deutsch. Lehrerver. f. Naturkunde 22 Bd. Stuttgart 1908) und konnte hier nicht wie in meinen Beiträgen mit Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten arbeiten, sondern mußte jede Art auf einen Platz stellen. Ich faßte eine ganze Anzahl landläufiger Genera zusammen, manche auf Grund abgeschlossener Untersuchungen, andere auf Grund vorgefaßter Meinungen. Die *Paniceae* meiner „Beiträge" nannte ich „Hirseverwandtschaft". Zu einer Abtrennung der *Oryzeae* lag keine Ursache vor, da es sich in dieser ungeteilten Verwandtschaft nur um sieben Genera handelte. Die *Chlorideae* sind als „Hundszahnverwandtschaft" aufgeführt, die *Eugramineae* als „Haferverwandtschaft"; *Nardus* steht zwischen beiden ohne

---

[1]) Nachträglich vergl. Spenner Flor. Friburg, III, p. 1051.

besondere Überschrift. Die *Frumenteae* endlich sind „Weizenverwandtschaft" genannt. Es war meine Absicht, bei sich bietender Gelegenheit die nur als provisorisch zu betrachtende dort gegebene Darstellung der *Eugramineae* nachzuprüfen und womöglich zu verbessern. Außer anderen Untersuchungen habe ich einmal von vielen Arten das Zellnetz der Vorspelze, das seiner Durchsichtigkeit wegen bequem ist, nachgesehen. Und dabei ergab sich, daß in der Form und Verteilung der Zellen wohl manchmal ein Ausdruck natürlicher Verwandtschaft gegeben sein könnte. Erst hierdurch wurde ich auf anatomische Arbeiten aufmerksam, die zum Teil schon früher für die Systematik hätten nutzbar gemacht werden sollen.

1. S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der *Monocotylen* (Leipzig 1874) weist in unserer Familie vier Typen des Halmes nach. Der eine kommt den *Bambusen* zu, ein anderer den *Andropogoneen* (*Erianthus, Saccharum, Zea, Andropogon, Heteropogon, Sorghum*), ein dritter den *Paniceen* und *Chlorideen* (*Pennisetum, Panicum, Spartina, Cynodon*), ein vierter den meisten *Eugramineen* und *Frumenteen* (*Molinia, Festuca, Koeleria, Briza, Baldingera, Alopecurus, Piptatherum, Lygeum, Bromus*), abgeändert zeigt sich dieser Typ einerseits bei *Phalaris*, andererseits bei *Calamagrostis* und *Apera*, während *Arundo* die Scheidung des *Eugramineen*- und *Panniceen*typus erschwert.

2. J. Duval-Jouve, Étude anatomique de quelques *Graminées* et en part. des *Agropyrum* de l'Hérault (Mémoires de la sect. d. sciences de l'Acad. de Montpellier tome 7. 1870).

3. Desselben Verfassers Étude anatomique de l'arête des *Graminées* (das. t. 8. 1872). Hier wird nachgewiesen, daß der Bau der Granne in gewissen Sippen einheitlich ist und sich von dem in anderen Sippen beobachteten unterscheidet. So ist z. B. *Danthonia* erheblich verschieden von den untereinander ähnlichen *Avena, Ventenata, Arrhenatherum, Lagurus* und *Lasiagrostis*, während *Stipa* und *Piptatherum* wieder anders beschaffen sind.

4. Desselben Verfassers Histotaxie des feuilles des *Graminées* (Annales des Sciences naturelles 6. serie, Botanique I. Paris 1875). Diese Arbeit führt zu dem Schlusse, daß der Querschnitt des Blattes zwei Typen unterscheiden läßt. Entweder sind alle grünen Zellen gleichmäßig mit körnigem Chlorophyll gefüllt und liegen zwischen den Gefäß- und Bastbündeln mehr oder weniger parallel zu den Epidermisflächen — oder die Zellen sind teilweise gleichmäßig dunkelgrün, teilweise heller und körnig, sie liegen konzentrisch um die Gefäßbündel, und zwar die dunkelgrünen unmittelbar an diesen, die hellgrünen mehr nach außen, stets radiär geordnet. Zum letzteren Typus gehören: *Panicum, Pennisetum, Cenchrus, Tragus, Andropogon, Tripsacum, Erianthus, Imperata, Chloris, Eleusine, Cynodon*, ferner *Sporobolus, Aeluropus, Crypsis, Ctenium, Pappophorum, Eragrostis, Diplachne*, endlich *Danthonia Forskalii*, aber nicht *D. provincialis* und *Sieglingia*. Zum erstgenannten Typ dagegen gehören *Oryza, Leersia, Nardus, Phalaris, Agrostis, Polypogon, Piptatherum, Stipa, Aira, Avena, Holcus,*

Koeleria, Poa, Dactylis, Briza, Cynosurus, Festuca, Lolium, Glyceria, Melica, Arundo, Molinia, Sesleria, Bromus, Agropyrum, Brachypodium, Spartina, Lygeum. Zea und *Coix* zeigen Mittelbildungen. — Es stehen also an zweiter Stelle die allermeisten *Eugramineae*; die *Oryzeae, Frumenteae* und vereinzelte andere Arten. Zum ersten Typus zählen dagegen fast alle echten *Paniceae* und *Andropogoneae* sowie *Chlorideae* und wenige *Eugramineae*; namentlich *Sporobolus, Aeluropus, Pappophorum, Crypsis, Eragrostis, Diplachne* und *Danthonia* teilweise. Duval-Jouve weist darauf hin, daß diese Gattungen auch sonst Gemeinsames haben.

5. Aug. Grob, Beiträge zur Anatomie der Epidermis der *Gramineen*blätter. (Bibliotheca Botanica Bd. 7, Heft 36. Stuttgart 1896) enthält manche nutzbare Einzelheit. Bei der Zusammenfassung seiner Ergebnisse hat Verfasser leider die Hackelschen Tribus — künstliche Gruppen! — als Einheiten benutzt, hat infolgedessen keine Regel ohne Ausnahme und sagt nicht immer deutlich, welche Arten der Regel folgen, und welche Ausnahmen machen.

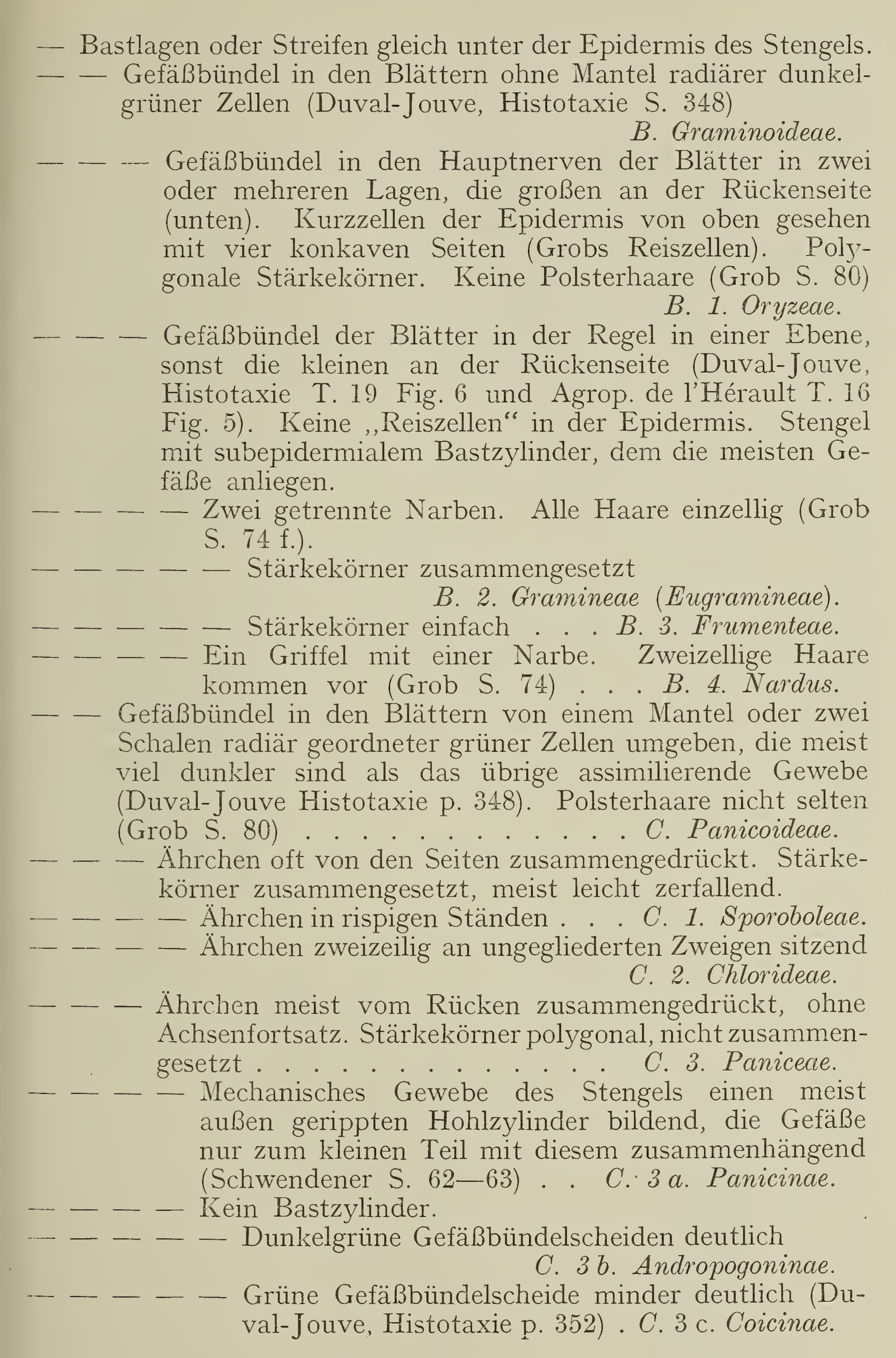
6. Ernst Lehmann, Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der *Gramineen* (Straßburg 1906) zählt 25 Gattungen auf, die keine Stengelgelenke haben, unter diesen befinden sich außer *Nardus* und *Cynodon* nur *Eugramineae* und *Frumenteae*. Dagegen sind unter 19 Gattungen mit Stengelgelenken von *Eugramineen* nur *Oryzopsis, Phragmites, Eragrostis* und *Uniola*, von *Frumenteen Ceratochloa* und *Elymus*, der Rest sind *Paniceen, Oryzeen, Chlorideen* und *Bambuseen*. Gespaltene Scheidengelenke fanden sich bei *Bambuseen*, mehreren *Paniceen, Stenotaphrum, Uniola* und *Donax*, geschlossene bei den übrigen nachgesehenen *Eugramineen* und *Frumenteen*.

Aus diesen Arbeiten läßt sich im allgemeinen entnehmen, daß die *Oryzeen* den *Paniceen* nicht ganz nahe stehen, daß die *Chlorideen* viel mehr den *Paniceen* als den *Eugramineen* sich anschließen, daß die *Frumenteae* den *Eugramineae* nächst verwandt sind, daß aber diese letzteren eine wenig homogene Sippe darstellen.

Wenn ich die Ergebnisse der erwähnten anatomischen Spezialarbeiten zusammenbringe mit den Erfahrungen, welche meiner bisherigen Ordnung der Gräser zugrunde liegen, so kann ich daraus das folgende System konstruieren.

Selbstverständlich hat es nur heuristischen Wert. Denn zahlreiche Sippen sind gar nicht daraufhin untersucht, ob sie hineinpassen. Diesen Fehler haben aber alle bisherigen Grassysteme. Ich will nun die im Deutschen Reiche vorkommenden Sippen vornehmen und prüfen, ob sie sich nach diesem Probesystem besser, d. h. natürlicher ordnen lassen als nach den früheren.

— Gefäßbündel im Mantel des hohlen Stengels zerstreut, außen mit schwächerem, innen mit stärkerem, oft geteiltem Baststreifen, von der Epidermis durch Parenchym getrennt. (Schwendener, Mechan. Prinzip S. 65 und Taf. 7 Fig. 1). Gefäßbündel der Blätter nicht von radiär angeordnetem grünem Gewebe umgeben. Keine Polsterhaare (Grob, Epidermis S. 80) . . . . *A. Bambusoideae.*



— Bastlagen oder Streifen gleich unter der Epidermis des Stengels.

— — Gefäßbündel in den Blättern ohne Mantel radiärer dunkelgrüner Zellen (Duval-Jouve, Histotaxie S. 348) *B. Graminoideae.*

— — — Gefäßbündel in den Hauptnerven der Blätter in zwei oder mehreren Lagen, die großen an der Rückenseite (unten). Kurzzellen der Epidermis von oben gesehen mit vier konkaven Seiten (Grobs Reiszellen). Polygonale Stärkekörner. Keine Polsterhaare (Grob S. 80) *B. 1. Oryzeae.*

— — — Gefäßbündel der Blätter in der Regel in einer Ebene, sonst die kleinen an der Rückenseite (Duval-Jouve, Histotaxie T. 19 Fig. 6 und Agrop. de l'Hérault T. 16 Fig. 5). Keine „Reiszellen" in der Epidermis. Stengel mit subepidermialem Bastzylinder, dem die meisten Gefäße anliegen.

— — — — Zwei getrennte Narben. Alle Haare einzellig (Grob S. 74 f.).

— — — — — Stärkekörner zusammengesetzt *B. 2. Gramineae (Eugramineae).*

— — — — — Stärkekörner einfach . . . *B. 3. Frumenteae.*

— — — — Ein Griffel mit einer Narbe. Zweizellige Haare kommen vor (Grob S. 74) . . . *B. 4. Nardus.*

— — Gefäßbündel in den Blättern von einem Mantel oder zwei Schalen radiär geordneter grüner Zellen umgeben, die meist viel dunkler sind als das übrige assimilierende Gewebe (Duval-Jouve Histotaxie p. 348). Polsterhaare nicht selten (Grob S. 80) . . . . *C. Panicoideae.*

— — — Ährchen oft von den Seiten zusammengedrückt. Stärkekörner zusammengesetzt, meist leicht zerfallend.

— — — — Ährchen in rispigen Ständen . . . *C. 1. Sporoboleae.*

— — — — Ährchen zweizeilig an ungegliederten Zweigen sitzend *C. 2. Chlorideae.*

— — — Ährchen meist vom Rücken zusammengedrückt, ohne Achsenfortsatz. Stärkekörner polygonal, nicht zusammengesetzt . . . . *C. 3. Paniceae.*

— — — — Mechanisches Gewebe des Stengels einen meist außen gerippten Hohlzylinder bildend, die Gefäße nur zum kleinen Teil mit diesem zusammenhängend (Schwendener S. 62—63) . . *C. 3 a. Panicinae.*

— — — — Kein Bastzylinder.

— — — — — Dunkelgrüne Gefäßbündelscheiden deutlich *C. 3 b. Andropogoninae.*

— — — — — Grüne Gefäßbündelscheide minder deutlich (Duval-Jouve, Histotaxie p. 352) . *C.* 3 c. *Coicinae.*

B. Arbeitsplan.

Es wird sich bei der Arbeit in erster Linie um die Frage handeln, ob sich die *Sporoboleae* aus den bisherigen *Eugramineae* als eine

natürliche Sippe ausscheiden lassen. Dazu wird eine vergleichende Untersuchung der Blätter derjenigen Gattungen nötig, über welche Duval-Jouve keine Auskunft gibt. Voraussichtlich gibt es dabei Schwierigkeiten. *Coix* und *Zea* stehen in Duval-Jouves ursprünglicher Liste (Histotaxie S. 352) bei den Sippen mit gleichmäßig grünem und kompaktem Parenchym, sie machen hier freilich eine Ausnahme, weil die Anordnung der grünen Zellen zu gefäßumgebenden Zylindern angedeutet erscheint. Die phylogenetisch ältesten Grassippen müssen nach der Morphologie der Blüten die *Oryzeen* und *Bambuseen* sein. Erstere haben nach Duval-Jouve kompaktes Assimilationsgewebe, von letzteren verhalten sich wenigstens einige bei uns gezogene Arten ebenso. Demnach müßte dieser histologische Typus des Blattes der ältere sein; die *Panicoideae* hätten die Anordnung der grünen Zellen um die Gefäße ausgebildet und in den *Coicinae* nachträglich wieder aufgegeben. Nun, dergleichen kommt vor. Ferner steht *Diplachne serotina* in Duval-Jouves Liste der Arten mit um die Gefäße gruppierten grünen Zellen, *Molinia* aber in der anderen Reihe. *Diplachne* und *Molinia* stehen sich aber morphologisch so nahe, daß sie nicht nur in meiner Exkursionsflora sondern auch in Costes Flore de France zu einer Gattung gerechnet sind. Ja, Duval-Jouve selbst muß bei Aufstellung seiner Listen eine Gattung zerreißen: *Danthonia Forskalii* kommt neben *Diplachne* zu stehen, während ihre französischen Gattungsgenossinnen die Merkmale dieser Gruppe vermissen lassen. Die erste Vermutung über diesen Sachverhalt geht natürlich dahin, daß *Danthonia* Duval-Jouve und *Molinia* Coste (erst recht also *Arundo* mihi) heterogene, zu spaltende Genera seien. Wir haben ja bei den Gräsern öfter erlebt, daß eine Art nach gründlicher Untersuchung durch einen tüchtigen Systematiker auf einen falschen Platz gestellt war — man vergleiche z. B. die Synonymik von *Festuca* (*Nardurus*) *Lachenalii* = *Triticum Halleri* und andere. Im Anfange meiner Arbeit bin ich bei der Beantwortung der Frage, ob ein gegebener Blattquerschnitt den gramipoiden oder den panicoiden Typus im Sinne meines Probesystems zeigt, so oft auf Schwierigkeiten gestoßen, daß ich bald in Zweifel geriet, ob dieser Unterschied überhaupt durchschlagend sei. Nun sehe ich, wie bei Kirchner und Volkart (Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas Lieferung 8. 1908 S. 74 f.) auf die Verschiedenheit in der Anordnung des Assimilationsgewebes der Grasblätter doch so viel Wert gelegt wird, daß selbst ein gänzlich negativer Ausfall der Untersuchung etwas Neues bringen müßte — so unerfreulich der Verlust des in Rede stehenden Kennzeichens für die Systematik auch wäre. Bemerkenswert ist, daß Kirchner und Volkart die *Maydeen* bereits neben die *Andropogoneen* usw. zu den Vertretern des panicoiden Typus gestellt haben, und daß auch sie für die diesem Typ angehörigen „*Poëoideen*" eine Sonderstellung anerkennen. Auffällig ist, daß unter diesen *Aristella* erscheint, die bei Duval-Jouve in der anderen Reihe steht und nach Hackel (Nat. Pflanzenf.) nur als schwache Sektion von *Stipa* zu betrachten wäre.

Viele „*Sporoboleen*" haben wir freilich unter den deutschen Gräsern nicht zu erwarten. Schon in Südfrankreich gelten ihre Vertreter als südliche Typen und blühen verhältnismäßig spät. Von den vorläufig in diese Sippe zu stellenden Gattungen sind bei uns nur *Sporobolus, Crypsis, Diplachne* und *Eragrostis* vertreten, lauter Hospitanten. Innerhalb der eingeschränkten *Eugramineae* bleibt aber viel zu ordnen. Wir werden Duval-Jouves Hinweise beachten, daß im Bau der Granne *Lasiagrostis* von *Stipa* abweicht und sich *Avena* nähert, daß *Lagurus* auch *Avena*grannen hat, während *Aira* abweicht, usw.

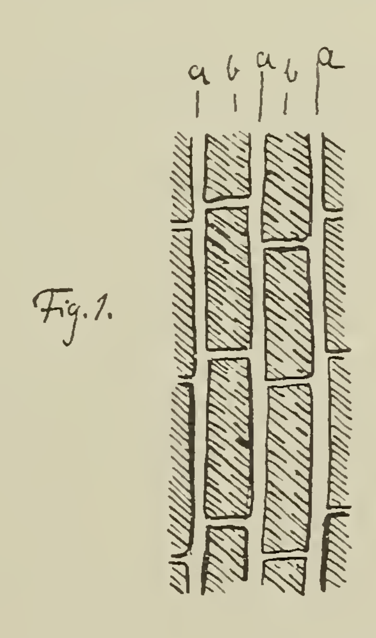
Außerdeutsche Gräser berücksichtige ich so wenige wie möglich, weil die Arbeit sonst kein Ende nähme. Aus demselben Grunde schränke ich die Ausbeutung der Literatur ein.

I. Die wichtigsten histologischen Blatttypen. (§§ 1—7.)

Ich beginne damit, je eine Sippe mit graminoider und panicoider Blatthistologie zu erläutern. Dann könnte ich zu den amphitypen Gattungen übergehen, nämlich *Danthonia* (*Sieglingia*) und *Diplachne-Molinia*, von denen ich die vorgefaßte Meinung gewann, daß sie heterogen wären, sowie *Andropogon* und *Zea*, die ich nach morphologischer Untersuchung für nächst verwandt gehalten hatte, im vorläufigen System aber wieder trennte. Da von *Danthonia* und *Diplachne* wenig Material zu meiner Verfügung steht, scheint es zweckmäßig, vor ihnen eine andere, habituell vielförmige Gattung der praesumptiven *Sporoboleen* durchzunehmen, das ist *Eragrostis*. Auf *Aristella*, die von Kirchner anders klassiert wird als von Duval-Jouve gehe ich später ein, wenn ich *Stipa* erörtere. Allen voraus schicke ich eine Bemerkung über die *Bambusen*.

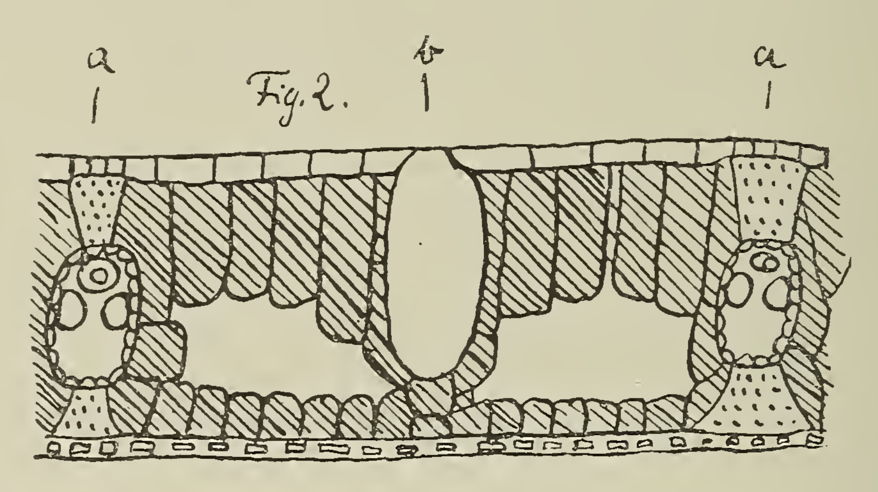
1. Die Bambusen und ihr Blatt.

Bambusen werden nach der literarischen Sitte unserer Zeit erst dann in deutschen Floren Aufnahme heischen, wenn ein Sammler einmal eine solche auf Gartenauswurf oder verlassenem Kulturland findet und dies drucken läßt. Die bei uns gewöhnlich gezogenen Arten zeichnen sich aber dadurch aus, daß sie einen histologischen Typus des Blattes sehr klar erkennen lassen. Betrachtet man so ein Blatt bei durchfallendem Lichte von der Fläche, so sieht man gelbliche gerade Längsstreifen, welche durch feine Querstriche von derselben Färbung verbunden sind. Die übrige Fläche ist grün, aber nicht gleichmäßig. In der Mitte eines



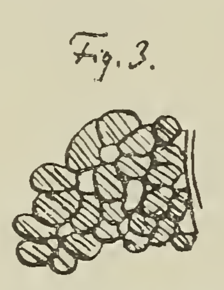
Flächenzeichnung vom Bambusblatt. a Gefäßbündel, b Blasenzellen. Die Färbung ist heraldisch markiert.

jeden von zwei gelblichen Parallelstreifen begrenzten grünen Streifens ist ein erheblich hellerer Streif eingeschaltet. Im Querschnitte zeigt sich, daß in den hellen Streifen Gefäßbündel verlaufen, der Zwischenraum zwischen diesen und der Epidermis ist durch kollenchymatisches oder bastartiges Gewebe ausgefüllt. In den hellgrünen Streifen besteht die obere Epidermis aus Blasenzellen. Zwischen diesen und der unteren Epidermis liegt eine (meist doppelte) Schicht grüner Zellen. Die dunkelgrünen Partien zeigen einen Luftraum oder sehr lockeres farbloses Gewebe in der Mitte, zwischen diesem und der Epidermis je eine Lage grüner Zellen, die obere etwa doppelt so stark wie die untere.



Querschnitt vom Bambusblatt. *a* Gefäßbündel, *b* Blasenzellen. Die Färbung ist heraldisch markiert.

An den Gefäßen sind beide grünen Schichten durch weitere Zellen verbunden. Bei starker Vergrößerung zeigt sich, daß jede grüne Zelle mit einer Fläche an einen Luftkanal grenzt. In dem Gewebe, welches an die Gefäße grenzt, sieht man diese Luftkanäle auf Quer- und Schrägschnitten, in den grünen Belägen der Epidermis am besten von der Fläche oder in etwas schiefen nicht zu dünnen Schnitten. Das grüne Gewebe, welches an die Gefäßbündel grenzt, ist deren „Parenchymscheide", dasjenige unter der oberen Epidermis ist „Palisadenparenchym", der Belag der unteren Epidermis besteht aus isodiametrischen (rundlichen) Zellen.



Zellenordnung in der Parenchymscheide eines Gefäßbündels.

Dieses ist der Typus des Bambusblattes. Der Bambusstengel ist hohl. Unter der Epidermis liegt eine dünne Schicht kleiner grüner Zellen, an die innere Höhle grenzen große grüne Zellen. Die Zwischenlagen sind großenteils von Gefäßbündeln und deren Bastbelägen eingenommen. In der Regel sind alle diese Bündel durch grünes Gewebe geschieden, so daß das subepidermiale Chlorophyllgewebe mit dem zentralen durch ein Maschenwerk zusammenhängt. In der Blattscheide sind die Zwischenräume zwischen Epidermis und Gefäßbündeln auf dem Querschnitte von etwa neun nahezu sechseckigen Zellen ausgefüllt. Die mittelste, oft leere, entspricht dem farblosen oder luftführenden Raume im

Blatte, die äußere Reihe dem unteren, die innere dem oberen (Palisaden-) Epidermisbelag, die seitlichen den Parenchymscheiden der Gefäße.

Das Blattbild, welches Haberlandt von *Bambusa Simonii* gibt (Pringsh. Jahrb. 13, Tafel 3, 13. 1882), läßt erkennen, daß der zentrale Luftraum unmittelbar an die farblosen Zellen der Gefäßbündelscheide angrenzen kann.

2. Gramen und das graminoide Blatt (echte Grasblatt).

Wenn man die Duval-Jouveschen Querschnittbilder durchmustert, so lassen die der folgenden Arten am ehesten vermuten, daß ihnen ein dem Bambusblatte ähnlicher Plan zugrunde liegt: *Glyceria spectabilis, fluitans* und *festucaeformis, Festuca glauca* und *heterophylla, Poa annua, Aira latifolia, Arundo donax, Lygeum spartum* und *Triticum caninum.*

Aber die Verhältnisse liegen etwas anders. Man trifft bei *Poa annua* Querschnitte, welche fast denen vom Bambus gleichen, aber auch solche, in denen der grüne Belag der Bauchepidermis sehr lückenhaft ist. Wenn man das Blatt von der Fläche betrachtet, sieht man die Nerven als dunkelgrüne Längsstreifen, die zwischenliegenden Streifen sind im allgemeinen heller und setzen sich aus helleren und dunkleren ungenau begrenzten Querbändern zusammen, von denen die dunklen nach den Nerven zu breiter werden. Nur die Rückenepidermis besitzt einen gleichmäßigen Belag von Assimilationsgewebe, der von der Fläche ungefähr aussieht wie ein regelmäßiges, wenn auch locker gefugtes Kopfsteinpflaster. Zwischen diesem und der Bauchepidermis finden wir farbloses Gewebe und Lufträume von grünen Strängen durchzogen; wo solcher mehrere sind, zeigt die Lupe eine dunkle Querbinde, wo sie spärlich sind oder fehlen, sind die hellen Stellen des Blattes. Mechanisches Gewebe ist spärlich; die Parenchymscheide der Gefäßbündel geht meist rund um diese herum, deshalb erscheinen die Blattnerven dunkel. Zwischen der Parenchymscheide und den eigentlichen Gefäßen zeigt der Querschnitt eine farblose Bündelscheide halbmondförmiger bastartiger Zellen. Im Stengel sehen wir Assimilationsgewebe rundum unter der Epidermis. Mechanisches Gewebe ist nur angedeutet. Das Zentrum wird schnell hohl. In der Blattscheide liegt der äußeren Epidermis eine vollständige Schicht grüner Zellen an, zwischen dieser und der inneren Epidermis ist zartes farbloses Gewebe; die Parenchymscheiden der Gefäßbündel sind noch wenig augenfällig.

Poa annua bildet mit vielen anderen Arten zusammen die Gattung *Gramen* meiner Exkursionsflora. Ich muß einige Worte über die Merkmale und die Gliederung dieser Sippe sagen, ehe ich ihre Blätter untereinander vergleiche.

Alle wirklichen *Eugramineae* sind miteinander recht nah verwandt. Stengel, Blätter und Samen zeigen keine histologischen Verschiedenheiten von erheblicher Bedeutung. In der Morphologie der Blüten und Früchte herrscht weitgehende Übereinstimmung.

Die Gramenarten stimmen noch weiter überein. Sie haben mehrblütige Ährchen mit zwei Hüllblättern, welche beim Abfallen der Früchte an den Stielen zurückbleiben. Diese Hüllblätter sind kürzer als die erste Deckspelze. Die Deckspelzen sind grannenlos oder tragen an der Spitze eine ungestielte Granne (subule nach Duval-Jouve), niemals kommen rückenständige oder gestielte Grannen vor. Die Blüten haben zwei zugespitzte, meist mit einem lateralen Zahn versehene Lodikel. Die Narben treten zwischen dem Grunde der Spelzen hervor.

Von den in meiner Exkursionsflora unter *Avena* vereinigten Sippen war im alten System am schwersten *Koeleria* von *Gramen* abzuscheiden. Wenn diese aber von *Lophochloa* gesondert wird (worüber später § 13), besitzt sie in den großen Hüllspelzen, dem rückenständigen Grannenrudiment und den tief gespaltenen Lodikeln gute Kennzeichen. Schwieriger wird die Abgrenzung gegen die *Agrostis*sippe, sobald man aufhört, die Einblütigkeit der Ährchen für durchschlagend zu halten. Denn die *Agrostideen* des alten Systems haben oft genug keine Rückengranne. Wenn aber bei ihnen zweiblütige Ährchen auftreten, scheinen sie die großen für die Hafersippe charakteristischen Deckspelzen zu haben. (Kuntz in Beih. Bot. Centralbl. XXIV. 2. Abt. 1.)

Zur Einteilung der Sippe *Gramen* läßt sich das Zellnetz der Vorspelze gebrauchen. Bei manchen Arten trifft man im Mittelfelde zwischen je zwei Langzellen zwei verschiedene Kurzzellen hintereinander. Die vordere Zelle eines solchen Paares ist in der Aufsicht rundlich, trägt auf der Mitte der gewölbten Oberfläche eine Warze, ist im Inneren stark verkieselt und führt die charakteristischen Bläschen in der Kieselsäure. Die hintere Zelle ist ungefähr rechteckig, ihr Querdurchmesser erheblich größer als der Längsdurchmesser, sie ist eine Korkkurzzelle nach Grobscher Ausdrucksweise, die vor ihr liegende eine Kieselkurzzelle. In den Außenfeldern der Gramenvorspelzen liegen nicht selten zwei Kieselkurzzellen hintereinander, manchmal ihrer noch mehr. Kurzzellpaare der geschilderten Art sind zahlreich im Mittelfelde der Vorspelze von *Nardurus Lachenalii* und *Scleropoa rigida*.

Bei *Festuca elatior* und *Lolium italicum* sind Korkkurzzellen fast nur im hinteren Teile des Vorspelzenmittelfeldes zu sehen, weiter vorn liegen allein Kieselkurzzellen zwischen den Langzellen. Ganz zurück treten die Korkkurzzellen bei *Festuca gigantea, Lolium perenne, Festuca cf. ovina, Vulpia myurus, Poa trivialis, bulbosa, palustris, Chaixii* und *compressa*.

Bei *Cynosurus cristatus* und *echinatus* sind Kieselkurzzellen auch vorherrschend. Außerdem sind hier die Vorspelzen grün und stärkehaltig.

Briza media hat nur zerstreute Kieselkurzzellen, gegen die Basis der Spelze wird das Zellnetz rein langzellig.

Während bei den Vorspelzen aller vorher aufgezählten Gräser die Kieselkurzzellen überwiegen, fallen bei *Atropis distans* die Korkkurzzellen stark ins Auge. Die Kieselzelle ist zwar vor fast jeder Korkzelle erkennbar, aber kümmerhaft und

meist ohne Warze. *Atropis distans* hat als weiteres augenfälliges Merkmal gegenüber den im vorigen Absatze genannten Arten die vorn breit gestutzten fünfzähnigen Deckspelzen; die Kiele ihrer Vorspelzen sind weichhaarig. An *Atropis* schließt sich *Scolochloa festucacea* (*Festuca borealis*), die fremde Sippe *Colpodium* und möglicherweise *Poa annua*. Bei dieser ist die Vorspelze zarthäutig, abgesehen von den Nerven und grünen Streifen in der Regel rein langzellig. Die Kiele sind weichhaarig.

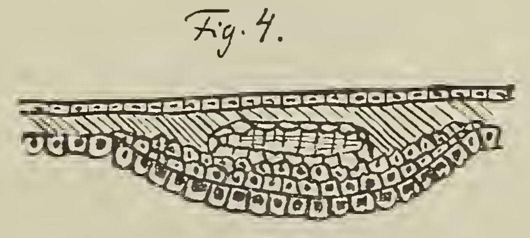
Dactylis glomerata führt in Kurzzellpaaren nicht selten vor der Korkkurzzelle einen Stachelhöcker. Durch Stachelhöcker an Stelle von Kieselkurzzellen zeichnet sich auch die fremde *Desmazeria* (*Brizopyrum*) aus, die im übrigen *Briza* ähnlicher ist. Wenn man andere bekannte Merkmale mit berücksichtigt, kann man die Gramenarten der deutschen Flora in folgende natürliche Sippen verteilen:

a) *Festuca, Nardurus Lachenalii, Scleropoa rigida, Lolium, Vulpia* und *Poa* (? ausschl. *annua*);
b) *Cynosurus*;
c) *Briza*;
d) *Atropis, Scolochloa,* (? und *Poa annua*);
e) *Dactylis.*

Wenn bei *Gramen* Grannen vorkommen, sind sie endständig und führen ein Gefäßbündel. Bei *Vulpia* ist es schwer zu sagen, wo die eigentliche Spelze aufhört, und die Granne anfängt. Die Seitennerven laufen weit in die schmale Spitze hinein, enden aber ungefähr da, wo das grüne Parenchym auskeilt; und diese Stelle muß man als Grannenbasis betrachten. Denn bei *Festuca gigantea* und *Lolium italicum* sieht man in ganz gleicher Weise das grüne Gewebe am Mittelnerven aufhören, wo dieser in die Granne eintritt.

Die Granne der *Festuca gigantea* ist im Querschnitte kreisrund. Das Gefäßbündel liegt annähernd in der Mitte. Zwischen ihm und der Epidermis liegt in der einen Kreishälfte nur eine Schicht dicker dickwandiger Zellen (fünf Stück), während in der anderen Hälfte zwei Schichten dünnerer, jedoch auch dickwandiger Zellen vorhanden sind. Der Epidermisring besteht aus etwa 20 Zellen, die dickwandig, gewölbt und wenigstens teilweise mit einem Stachelhöcker versehen sind. Von Duval-Jouves Grannenbildern ist das von *Holcus* noch am ähnlichsten.

Verfolgt man die *Festuca*granne bis zu ihrem Übergange in die Spelze, so erkennt man, daß die Seite, an welcher zwei Schichten libriformer Zellen zwischen Gefäßbündel und Epidermis liegen, die Rückenseite ist. An der Spelzenspitze ist das Gefäßbündel an der Rückenseite bereits von diesen Schichten bedeckt, während an der Bauchseite eine Lage grünen Parenchyms zwischen ihm



Übergangsstelle der Spelze in die Granne bei *Festuca gigantea*.

und der Epidermis liegt. Beim Übergang in die Granne wird von den Seiten her das Parenchym durch Libriform ersetzt, und die Epidermiszellen werden auch an der Bauchseite derbwandig.

Insgesamt gehören zu *Gramen* in dem hier angenommenen Umfange wohl 240 Arten.

Angefangen habe ich die Zusammenziehungen, die zur Neuaufstellung des Genus *Gramen* führten, um die Eltern der *Festuca loliacea* (*Lolium perenne* × *Festuca elatior*) zusammenzubringen. Nun ist unlängst ein Bastard beschrieben (Deutsche Landwirtsch. Presse XXXI. 1904 Nr. 46), der noch viel umfangreichere Zusammenziehungen zur Folge haben müßte, nämlich *Lolium italicum* × *Triticum vulgare*. Der Züchter, Konrad Schliephacke in Werblitz, entfernte aus Weizenblüten rechtzeitig die Staubbeutel, brachte Pollen von *Lolium italicum* auf die Narben und ließ die Blüten dann ungeschützt stehen. Er nahm an, daß bei Weizen ohne Eingreifen des Menschen Fremdbestäubung überhaupt nicht vorkäme — bei seinen Experimenten mit Roggen schützte er die befruchteten Blüten. Die so behandelten Blüten brachten Samen, aus denen eine Pflanze hervorging, von der außer der Photographie zweier Ähren nur mitgeteilt ist, daß sie steril gewesen sei. Die nicht gerade deutliche Abbildung sieht aus wie Weizen. Vielleicht sind die mit *Lolium* bestäubt gewesenen Weizenblüten nachträglich durch Pollen von Roggen, Quecke oder sonst einem *Frumentum* befruchtet worden. — Wegen älterer Angaben über angebliche Übergänge zwischen *Lolium* und *Frumentum* vergl. Röper, der *Taumel-Lolch.* (Rostock 1873.)

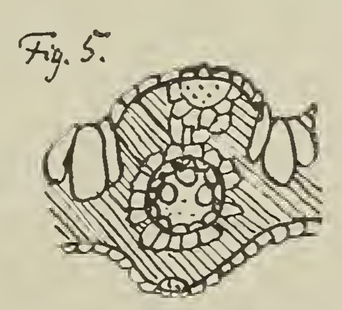
Was nun die Blätter betrifft, besehen wir zunächst *Festuca gigantea* als Vertreter der Bewohner feuchter schattiger Orte. Der Stengel ist hohl. Im Blatte sind die stärkeren Nerven durchscheinend, die übrigen nicht. Die Zwischennervenstreifen zeigen die unregelmäßigen Querbinden neben den Nerven deutlich, in der Mitte weniger, und hier ist die Färbung allgemein heller, durch Blasenzellstreifen veranlaßt. Im Schnitte sieht man Assimilationsgewebe an der Rückenepidermis und an den Gefäßscheiden, außerdem dünne grüne Stränge wie bei *Poa annua*.

Festuca ovina, eine xerophile Art, hat sehr hohle Stengel. Diese zeigen außen Paare schmaler grüner Längsstreifen. Im Querschnitte sieht man an Stelle dieser Streifen je eine Gruppe grüner Zellen, welche den Bastbelag eines kleinen Gefäßbündels flankieren. Im übrigen grenzt mechanisches Gewebe an die Epidermis. Die Blattscheide ist dünn, ihre äußere (Rücken-) Epidermis tiefzellig. Einwärts von ihr liegen viele Baststränge, an welche sich weiterhin größere Gefäßbündel anschließen, und kleine Gefäßbündel. Eine Lage grüner Zellen schließt sich an die bastfreien Epidermisstreifen und umgibt die kleinen Gefäßbündel. In älteren Scheiden treten immer mehr grüne Zellen und Zellstreifen im früher farblosen Mesophyll auf, namentlich um die großen Gefäße; zuletzt ist die subepidermiale grüne Schicht nicht mehr deutlich von den Parenchymscheiden der Gefäßbündel und

deren Verbindungen unterscheidbar. In dem Blatte, welches so gefaltet ist, daß die Rückenseite außen, die Bauchseite innen liegt, ist der grüne Belag der Rückenepidermis, der für *Poa annua* und *Festuca gigantea* charakteristisch war, nicht vorhanden, in den lateralen Teilen durch eine Kollenchymlage ersetzt. Im übrigen ist das Mesophyll ein hyalines Parenchym, welches von vielen grünen Verbindungssträngen zwischen den stark entwickelten Parenchymscheiden der Gefäße durchzogen wird. Die Blasenzellen in den Furchen sind kümmerhaft. Die neben ihnen liegenden Streifen haben Spaltöffnungen. Und hier nimmt in manchen Schnitten das Assimilationsgewebe unter der Bauchepidermis Palisadenform an. Die nach außen gekehrte Rückenepidermis hat keine Spaltöffnungen; wo sie zu erwarten wären, sehen wir typische Kurzzellpaare.

Atropis distans möge die Halophyten vertreten. Ihr Stengel ist sehr hohl. Unter der Epidermis nehmen die Streifen des mechanischen und des assimilierenden Gewebes annähernd gleiche Strecken ein. Gleich dahinter ist das mechanische Gewebe zum Zylinder geschlossen, die Gefäße liegen teils in, teils an diesem, weiter innen folgt lockeres farbloses Gewebe. In der Blattscheide reicht von den großen Gefäßbündeln Kollenchym oder Bast bis zur beiderseitigen Epidermis. Zwischen den Gefäßbündeln haben wir an der Rückenepidermis erst grünes, dann (an die andere Epidermis grenzend) hyalines Parenchym. Kleine Gefäßbündel liegen innerhalb der grünen Schicht. Das Blatt ist auf der Oberseite gerippt, in den Furchen mit Blasenzellen ausgerüstet. Das grüne Gewebe ist auf der Rückenseite nur durch die Bastbeläge der stärkeren Gefäßbündel unterbrochen. Fast alle Gefäßbündel haben um die Scheide der (im Querschnitte) halbmondförmigen Zellen herum eine Lage hyaliner Zellen, zwischen welche sich hier und da dünne grüne Zellen oder Zellbuchten bis zur eigentlichen Scheide durchschieben. Erst außerhalb dieser Schicht ist die Parenchymscheide des Bündels, und zwar stark, entwickelt. Von dieser erstrecken sich meist zwei starke grüne Lamellen bis zur Bauchepidermis, zwischen ihnen ist hyalines Gewebe und Bast.

Nardurus Lachenalii ist als einjährige Pflanze trockner Standorte sehr schnelllebig. Sein Stengel wird nicht hohl. An der Peripherie wechseln Assimilations- und mechanisches Gewebe wie bei *Festuca ovina*. Ein geschlossener Bastzylinder kommt ebensowenig zur Entwickelung wie bei *Poa annua*. Das ganze Stengelinnere besitzt zwischen großen hyalinen Zellen feine grüne Stränge, die in der Umgebung der Gefäße zahlreicher sind, aber auch dort keine besondere Anordnung erkennen lassen. In der Blattscheide liegt der äußeren Epidermis grünes Gewebe an, doch ist es oft durch die gefäßbegleitenden Baststränge unterbrochen. Längs dieser



Querschnitt einer Blattrippe von *Atropis distans*.

Stränge erstreckt sich das Grün bis zu den Gefäßbündeln, läßt aber deren Bauchseite frei. Unter der Bauchepidermis liegt hyalines Gewebe. Im Blatte sieht man die Nerven als hellgrüne Streifen, die von zwei dunkleren eingefaßt sind. Die Zwischenstreifen zwischen diesen Dreistreifensystemen sind hellgrün. Ihnen entsprechen Blasenzellen mit unterliegendem Grün. Die dunklen Streifen sind durch die Parenchymscheiden der Gefäßbündel veranlaßt. Sonst ist die Histologie im allgemeinen wie bei *Poa annua, Festuca gigantea* und *Atropis distans*. Grüne Lamellen, die an die Bauchepidermis grenzen, zeigen streckenweise Palisadenform.

Dactylis glomerata hat hohle Stengel. Das Blatt hat eine Blasenzellreihe auf dem Mittelnerven, weiter keine. Die Gefäßbündel sind abwechselnd stärker und schwächer. Das Gewebe zwischen ihnen ist grünes Parenchym, in welchem in der Mitte größere farblose Zellen oder an deren Stelle ein Luftgang liegt. Das Bild ist also dem des Bambusblattes sehr ähnlich, nur haben die der Bauchepidermis anliegenden Zellen keine Palisadenform, sind vielmehr isodiametrisch, außerdem bilden sie keinen zusammenhängenden Belag, sondern wie die Ansicht von der Fläche erkennen läßt, nur grüne Lamellen mit farblosen Zwischenräumen. Der grüne Belag der Rückenepidermis ist geschlossen. Das Blatt hat Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Die Ansicht von der Bauchseite gleicht streckenweise dem Haberlandtschen Bilde der Palisadengewebslamellen der Blattrückenseite von *Ornithogalum umbellatum* (Pringsh. Jahrb. 13 Taf. 5, 5), auf anderen Strecken gehen die Lamellen in einen geschlossenen Belag über. An den jüngeren Blattscheiden sind grün die Parenchymzellen, welche der auswendigen Epidermis anliegen, und neben den Gefäßbündeln außerdem einige weiter innen gelegene.

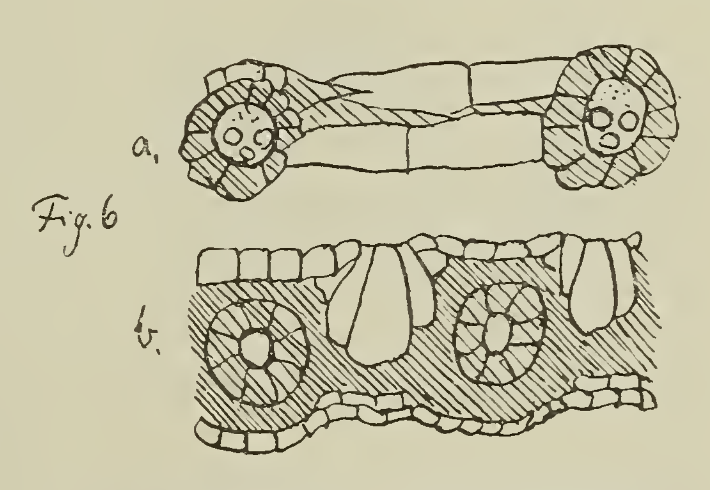
Das *Dactylis*blatt hat sozusagen zwei Unterseiten; Liebhaber von Fremdwörtern können es amphitergos nennen. Wenn es sich mit Hilfe des medianen Blasenzellstreifens zusammenklappt, kehrt es der Sonne nur die beiden scharfen Seitenränder zu. Das Blatt der *Festuca ovina* ist invers, dreht der Sonne den Rücken zu und atmet mit dem Bauch. Das typische Gramenblatt, das echte Grasblatt, unterscheidet sich vom Bambusblatte dadurch, daß das der Bauchepidermis anliegende Palisadenparenchym fehlt, und seine Funktionen nach Bedarf durch Gewebslamellen übernommen werden, welche anscheinend aus den Verbindungen zwischen den Parenchymscheiden der Gefäße hervorgehen.

3. Panicum und das panicoide Blatt (Hirseblatt).

Ob Rispen-, Kolben-, Blut- und Hühnerhirse in eine Gattung gehören oder deren vier vertreten, soll hier nicht erörtert werden. Nächstverwandte Sippen sind sie jedenfalls. Außer ihnen steht als unbestrittene *Panicina* in der deutschen Flora nur noch *Cenchrus*, ein seltener Gast, dessen systematische Stellung nur im Zusammenhang mit uns ganz fernliegenden Sippen besprochen werden könnte.

Panicum palmifolium (aus dem Warmhause) hat meterlange, fast handbreite Blätter. Diese zeigen sehr viele dicht nebeneinander laufende Längsnerven, welche gegen das Licht gehalten nicht durchscheinen. Quernerven sind nicht sichtbar. Der Querschnitt zeigt in der Blattmitte unter der oberen (Bauch-) Epidermis farbloses parenchymatisches oder schwach kollenchymatisches Gewebe, unter ihm folgen die Gefäßbündel, jedes von einem Kranze chlorophyllreicher Zellen umgeben und alle so benachbart, daß diese grünen Ringe einander berühren. In den dünnen lateralen Blattteilen fällt das farblose Gewebe aus, die dünnen Gefäßbündel und ihre grünen Ringe füllen den Raum zwischen der beiderseitigen Epidermis aus. In der Blattscheide ist jedes Gefäß von einem Ringe (im Querschnitt) deutlich radiär gestellter grüner Zellen umgeben, zwischen je zwei solchen Ringen liegt farbloses Parenchym. Der Stengel ist voll, in allen Schichten mit Gefäßbündeln versehen. Unter seiner Epidermis liegt grünes, fast kollenchymatisches Gewebe, in dieser Schicht sind Gefäße, in deren Nachbarschaft die Grünfärbung am stärksten erscheint. Zentralwärts von diesem grünen Zylinder folgt der Bastzylinder, dann farbloses lockeres Gewebe.

Panicum miliaceum, die Rispenhirse, zeigt im Querschnitte der Blattscheide jedes Gefäßbündel von radiär geordneten grünen Zellen umgeben, zwischen je zwei solchen Ringen farbloses sehr lockeres Gewebe, welches indessen hier und da von schwachen grünen Streifen durchzogen wird. Der Blattquerschnitt zeigt jedes Gefäßbündel wie in der Blattscheide von einem Ringe grüner Zellen umgeben; um diese herum liegt ein dünnerer dunkelgrüner Ring, welcher durch einen schmalen Streifen mit seinen Nachbarn verbunden ist. Die verschiedene Färbung beider Ringe ist sehr augenfällig, verschwindet aber beim Erwärmen des Präparates und rührt vielleicht daher, daß die äußere Lage viel Luftgänge enthält. Sie nebst den Verbindungsstreifen stellt die Weiterentwickelung der schon in der Blattscheide erkennbaren Kommunikationseinrichtung zwischen den Parenchymscheiden der parallelen Gefäße dar. Im Gegensatze zu dem echten Grasblatte hat das Hirseblatt keinen grünen Epidermisbelag, sondern an Assimilationsgewebe nur die Parenchymscheiden der Gefäße, und zwar eine innere eigentliche Scheide und das diese umspinnende und verbindende Kommunikationssystem, welches infolge seiner vielen und weiten Luftgänge (Interzellularspalten) dunkel erscheint. Die Zellen der inneren Parenchymscheiden haben die Form der Palisadenzellen, die äußeren Scheiden sind denen gleich, welche im echten Grasblatt allein vorkommen. Duval-Jouve



Panicum miliaceum. *a* zwei Gefäßbündel der Blattscheide, *b* Blattquerschnitt.

beschreibt das *Paniceen*blatt so, daß der dunkelgrüne Ring dem Gefäßbündel zunächst, der hellgrüne außen liegt, so zeichnet er *Panicum plicatum, Setaria glauca, Andropogon prionodes, ischaemum* und *distachys, Tragus racemosus, Chloris petraea, Cynodon dactylon, Sporobolus arenarius, Aeluropus litoralis* und *Pappophorum scabrum.* Trotzdem mit innerem hellerem Ringe und dunklerem äußerem gibt er im Bilde: *Andropogon laniger* und *foveolatus, Chloris radiata* und *Ctenium americanum.* Beide Ringe sind gleichfarbig auf den Bildern von *Pennisetum asperifolium, Andropogon connatus* und *Imperata cylindrica.* Damit habe ich zugleich die Arten hergezählt, bei welchen sich aus Duval-Jouves Bildern eine Histologie erkennen läßt, welche der des Hirseblattes gleicht oder sehr ähnlich ist.

Ich sehe bei einer Reihe *Panicum*arten aus recht verschiedenen Sektionen, bei *Pennisetum setosum* u. a., *Cenchrus echinatus, Paspalum cf. dilatatum, Oplismenus* sp. und *Tricholaena* (*Monachyrum*) *cf. rosea* unter der Lupe dieselbe Nervatur und Färbung der Blätter wie bei *Panicum palmifolium* und *miliaceum.*

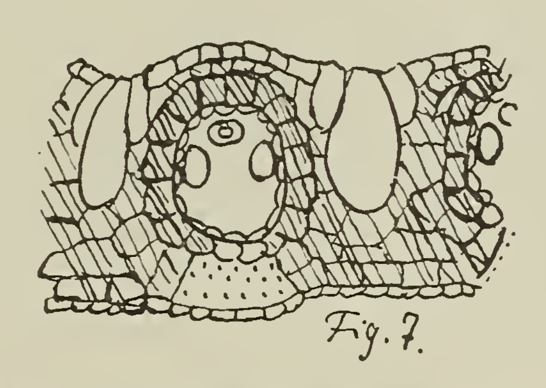
Aber *Olyra guineensis* hat Quernerven in den Blättern, durchscheinende Nerven und Blasenzellstreifen, außerdem hohle Stengel. In den Blattscheiden haben die Gefäßbündel farblose Kollenchymscheiden, und das Gewebe zwischen den Gefäßen ist durchweg grün. All das erinnert stark an Bambus, gar nicht an *Panicum.*

4. Eragrostis.

Eragrostis wird charakterisiert durch ihre dauerhafte Ährchenachse, mehr noch dadurch, daß bei einem Auseinanderfallen derselben die Brüche zwischen den Ansatzstellen der Deckspelzen und denen der in ihrer Achsel stehenden Stielchen erfolgen, so daß jedes Bruchstück zu unterst eine Vorspelze und zu oberst eine Deckspelze (oder deren Narbe) trägt. Die Früchte fallen aus den Spelzen heraus; meist fällt die Deckspelze auch ab. Die Vorspelze zeigt zwischen wellwandigen Langzellen wenige Kurzzellen, die nicht verkieseln. Auf den Nerven ist sie von Stachelhöckern rauh, auf den Außenfeldern trägt sie lange, zweizellige, etwas keulenähnliche Haare, die nicht dauerhaft sind; zur Fruchtzeit ist meist nur noch ihre Basis wahrnehmbar. Die Blattgestalt ist bei verschiedenen Arten verschieden. Einzelne (aus § *Cataclastos* Hackel) haben weiche Blätter von der Größe und Gestalt derer des Wasserwegerichs (*Alisma*), bei anderen kann man biologisch schon von Dornen sprechen, wenn auch der Morpholog noch ein zusammengerolltes Laubblatt wahrnimmt. Dazwischen allerlei andere Formen.

Eragrostis minor: Der Stengel ist voll, Gefäßbündel liegen nur in der peripherischen Hälfte, teils in, teils vor, teils hinter einem starken Bastzylinder. Die Außenhaut des Stengels zeigt Paare feiner grüner Längsstreifen. In diesen ist die Epidermis etwas weitzellig, und hinter (innen von) ihr liegt je ein dünner Strang grünen Gewebes. Überall sonst liegt dort mechanisches

Gewebe. Also wie bei *Festuca ovina* und *Lachenalii*. Die grünen Gewebsstränge eines jeden Paares stehen nach innen in Verbindung mit der Scheide eines Gefäßbündels, in der aber ebensowenig Chlorophyll zu sehen ist, wie in dem innerhalb des Bastzylinders liegenden Gewebe. Im Querschnitt der Blattscheide liegen die Gefäßbündel der äußeren (Rücken-) Epidermis nahe, meist durch ein Bastbündel von ihr geschieden. An jeder Seite jedes Gefäßbündels liegt ein Paket grüner Zellen, in welchem die interzellularen Luftgänge deutlich sind. Zwischen diesen Paketen und dem Gefäßbündel befindet sich eine Lage der Form nach eher kollenchymatischer als parenchymatöser Zellen, in welchen etwas Chlorophyll auftritt. Oft bilden diese Zellen einen mehr oder weniger lückenhaften Ring um das Gefäßbündel, der dann hellgrün aussieht, während die seitlich anliegenden Parenchympakete dunkler erscheinen. Zwischen den den Gefäßbündeln abgewandten Seiten je zweier solcher dunkelgrüner Gruppen liegt dünnwandiges farbloses Parenchym, welches nur hier und da von einem grünen Verbindungsstreifen durchzogen wird. Das der inneren (Bauch-) Epidermis anliegende Gewebe ist durchweg farblos und parenchymatisch. Im Querschnitte des Blattes hat jedes Gefäßbündel rechts und links neben sich einen Halbring radiär geordneter grüner Zellen. Zuweilen schließen die Ringhälften aneinander. Um diesen grünen Ring liegt ein dünnerer und dunklerer, der meist an der Rückenseite eine Lücke zeigt, weil dort mechanisches Gewebe zwischen Gefäßbündel und Epidermis liegt. Zwischen den dunkelgrünen äußeren Ringen je zweier benachbarter Gefäßbündel liegen dunkelgrüne und farblose Zellen durcheinander. Diese Zwischenbündelräume sind schmal, und etwa die Hälfte ihrer Höhe wird von Blasenzellen der Bauchepidermis eingenommen. Hält man ein Blatt der in Rede stehenden Art gegen das Licht, so sieht man parallele abwechselnd hellere und dunklere schmale Streifen dicht nebeneinander. In den dunklen laufen die Gefäßbündel.



Aus dem Querschnitte eines Blattes von *Eragrostis minor*.

Eragrostis quaedam *Cataclastos* (aus Kamerun, Nr. 1516 meiner Sammlung). Der Stengel ist voll und bis ins Zentrum von Gefäßbündeln durchzogen. Die Außenhaut zeigt schmale weißliche Längsstreifen zwischen sehr viel breiteren grünen. Unter der Epidermis liegt ein Zylinder grünen Parenchyms, der nur entsprechend den weißlichen Streifen der Oberfläche von mechanischen Strängen unterbrochen ist. Innerhalb des assimilierenden liegt ein mechanischer Zylinder. Im quergeschnittenen Blattstiele sind die großen Gefäße von farblosen Zellen umgeben, an welche sich lateralwärts mehr oder weniger große Bruchteile grüner Ringe anschließen, die kleinen Gefäße sind ganz von Grün umringt. Außerdem liegt eine Lage grüner Zellen der unteren

(Rücken-) Epidermis an, zwischen dieser und der anderen Epidermis ist das Gewebe weitzellig und farblos. Das Blatt hat Längsnerven in weiten Abständen, dazwischen Quernerven. Die Zwischennervenfelder erscheinen unter der Lupe oben fein gefeldert durch die Wände der tiefen weiten Epidermiszellen, unten gefeldert und mit Streifen feiner Strichelchen, den Spaltöffnungen. Im Querschnitt zeigt sich die Rückenepidermis mit grünem Belag, darüber folgt in den dünneren Partien gleich die tiefzellige Epidermis, in dickeren noch quer zur Längsachse des Blattes verlaufende grüne Stränge. Die dickeren Gefäßbündel sind zunächst von farblosen im Querschnitt halbmondförmigen Zellen, die dünneren anscheinend gleich von grünem Gewebe umgeben. Soweit das alte, schlecht quellende Material erkennen läßt, haben wir Gefäßparenchymscheiden, Parenchymbelag, der Rückenepidermis und über diese hinwegziehend grüne Verbindungsstränge zwischen den Gefäßscheiden. Eine Doppelfärbung des Assimilationsgewebes ist nicht augenfällig. Das Bild erinnert in vieler Hinsicht an *Atropis distans*. Indessen ordnet sich das der Rückenepidermis anliegende Parenchym augenfällig zu Längsröhren, wodurch eine Ähnlichkeit mit *Schmidtia* und *Beckmannia* (vergl. S. 483) entsteht, die vermutlich an besser konserviertem Material noch zunehmen wird.

Eragrostis mucronata aus dem heißen trocknen Südarabien hat dornähnlich zusammengerollte Blätter, die auf beiden Seiten starke Längsrippen zwischen ganz engen tiefen Furchen haben. Im Querschnitte sieht man in den dicken Teilen je ein Gefäßbündel von einem Ringe radiärer hellgrüner Zellen umgeben, daran schließt sich nach oben und unten bis zur Epidermis mechanisches Gewebe. Zu beiden Seiten des hellgrünen Ringes liegt ein dunkelgrüner Streifen. In der Furche liegen zu oberst Blasenzellen, darunter eine dunkelgrüne Querverbindung zwischen den Streifen zweier Rippen, darunter Epidermis. Der Stengel ist voll.

So verschieden die drei geschilderten Arten aussehen, an ihrer generischen Zusammengehörigkeit ist nicht zu zweifeln, ebensowenig daran, daß sie eine von *Panicum* und von *Gramen* gut verschiedene Sippe bilden. Außer den genannten Merkmalen der Gliederung der Ährchenspindel und der zweizelligen Haare ist noch hervorzuheben, daß die Blatthäutchen gewöhnlich in Haare aufgelöst sind, nur bei der breitblättrigen Art steht hier ein Kranz von Schuppen. Ferner fallen die soliden Stengel ins Gewicht. Und in Lehmanns Liste steht *Eragrostis* unter den Gattungen, welche Stengelgelenke, aber keine Scheidengelenke haben; dazu gehören sonst nur noch *Bambusen, Panicinen* und *Stenotaphrum*.

In der Blatthistologie scheint mir typisch zu sein, daß der grüne Belag der Rückenepidermis leicht schwindet; schon bei Arten, deren Grad von xerophiler Anpassung bei *Gramen* noch eine volle Parenchymlage an der Blattunterseite erwarten ließe, ist in der Gattung *Eragrostis* das Chlorophyll auf die Umgebung der Gefäßbündel und auf deren Verbindungen eingeschränkt.

Selbst im breiten hygrophilen grünen Blatte sehen wir in den breiten Zwischenbündelräumen das Assimilationsgewebe sich um Luftgänge ordnen, welche den Gefäßbündeln parallel laufen. Innerhalb der Parenchymscheide der Gefäßbündel differenziert sich das Assimilationsgewebe in eine mehr geschlossene innere und eine mehr gelockerte äußere Lage. Der *Eragrostis*typus kann als Übergang zwischen dem Gras- und dem Hirsetypus aufgefaßt werden. Einzelne Arten nähern sich jenem, die meisten diesem mehr.

5. Zea (Euchlaena) und Sorghum (Andropogon).

In einem Aufsatze über *Mais* und *Teosinte* (in der Aschersonfestschrift 1904) hat Karl Schumann nachgewiesen, daß diese beiden Sippen verschwägert sind. Das bedeutet bei meiner systematischen Anschauung, daß sie in eine Gattung gehören. Ich ziehe *Zea* zu *Euchlaena*, weil erstere nur eine Monstrosität ist, und weil *Zea* als antiker Getreidename in den Schriften mehrerer philologischer Forscherkreise noch so oft erörtert wird, daß man seine Übertragung auf eine amerikanische Art unbequem empfindet.

Der Maisstengel bleibt lange voll. An der Blattscheide sind die Zellen der auswendigen Epidermis sehr dickwandig und eng, die der inwendigen dünnwandig und weit. Das Mesophyll ist aus dünnwandigen, von innen nach außen kleiner werdenden, meist farblosen Zellen zusammengesetzt. An jedes Gefäßbündel schließt sich nach außen ein Bastbündel. Grün erscheinen hauptsächlich diejenigen Zellen der Gefäßbündelscheide, welche an die beiden großen Gefäße grenzen, zum Teil auch die Scheide des Siebröhrenteiles, aber nicht die Umgebung des hier noch intakten großen Ringgefäßes. Von den Gefäßscheiden greift das Grün seitwärts in das lockere Gewebe über, anscheinend liegen grüne Verbindungen zwischen den Scheiden benachbarter Gefäße vor.

Das Blatt besitzt viele Längsrippen dicht nebeneinander, die stärksten sind gelblich, die allermeisten grün, nicht durchscheinend. Schwache Quernerven sind sichtbar. Im übrigen zeigt das Grün der Zwischenrippenstreifen die ungleichmäßig wechselnden hellen und dunklen Querbinden wie das echte Grasblatt. Der Querschnitt läßt die Histologie des Hirseblattes erkennen. Die inneren (helleren) grünen Ringe der Gefäßbündel sind nur an den dünnsten von ihnen vollständig, sonst auf zwei seitliche Teile reduziert, fast immer sind diese Ringe dünn. Die äußeren (dunkelgrünen) Ringe sind sehr viel augenfälliger und an den meisten Gefäßen vollständig, nur an den stärksten oben und unten unterbrochen. Grüne Lamellen reichen an die Epidermis beider Seiten heran, doch ohne zusammenhängende Beläge zu bilden. Die dicke Mittelrippe besitzt im unteren Teile eine Anzahl von Gefäßbündeln nebeneinander, von ihren mehr oder weniger vollständigen Parenchymscheiden umgeben. Das übrige Gewebe ist farblos und großzellig, solches erstreckt sich auch zwischen den Parenchymscheiden der Gefäße bis gegen die untere Epidermis.

Wahrscheinlich zeigen verschiedene Maisrassen Verschiedenheiten. Sonst wäre nicht zu verstehen, daß Duval-Jouve *Zea* bei den Arten mit gleichmäßigem, nie radiär um die Gefäße stehendem Assimilationsgewebe unterbringt und von *Sorghum* trennt.

Ich finde in der Histologie des Blattes kaum einen Unterschied zwischen *Zea mays* und *Sorghum vulgare.* Ja, letzteres (von einem Acker in Straßburg) zeigt die innere Parenchymscheide der Gefäßbündel recht lückenhaft; diejenigen Zellen dieser Scheide, welche deutlich radiär stehen, sind hyalin, die zwischen ihnen liegenden grünen aber nicht deutlich radiär. Das Bild erinnert sehr an *Atropis* (Fig. 5). Der Unterschied, wenn ich recht gesehen habe, ist folgender: Bei *Atropis* ist das Gefäßbündel zunächst von einer Scheide dünner, farbloser, im Querschnitte halbmondähnlicher Zellen umgeben, auswärts davon folgen die radiär gestellten hyalinen mit zwischengelagerten grünen, dann erst kommt die eigentliche Parenchymscheide. Bei *Zea* und *Sorghum* reichen grüne Zellen unmittelbar an die großen Gefäße heran; die im Querschnitt radiär geordnete, teils grüne, teils farblose Scheide ist hier nicht die mittlere von dreien, sondern die innere von zweien. — Freilich ist es sehr mißlich, bei Pflanzen histologische Homologien zu ermitteln, da die Gewebe so wenig differenziert sind. Mit uns Menschen verglichen besteht ja das ganze Gewächs nur aus Bindegewebe, welches sehr lange embryonal bleibt. Das ist auch der Grund dafür, daß anatomische oder histologische Merkmale in der systematischen Botanik viel weniger gelten als in der systematischen Zoologie.

Zwischen *Euchlaena* (*Zea*) und *Andropogon,* zu welcher Gattung ja *Sorghum* gehört, besteht in der Histologie also kein Unterschied, die „*Coicinae*“ meines hypothetischen Systems verschwinden daher, gehen in den *Andropogoninae* auf. Ich habe früher (Mitteil. Philomath. Ges. Els.-Lothr. III S. 479. 1908) darauf hingewiesen, daß an schwachen und zwitterigen Maiskolben unverkennbare *Andropogon*merkmale auftreten. Jetzt sehe ich zwischen *Euchlaena* einschließlich *Zea* und *Andropogon* einschließlich *Sorghum* keine Gattungsgrenze mehr. Die ganze Gattung mag *Barbarocenchrus* heißen; *Κέγχρος ὁ τῶν βαρβάρων* kann als Übersetzung für beide Kaffernhirse und Welschkorn gelten.

6. Danthonia und Sieglingia.

Zunächst gilt es, festzustellen, ob *Danthonia Forskalii* einerseits und *D. provincialis* und *decumbens* andererseits, zwischen deren Blättern Duval-Jouve (Histotaxie S. 349) erhebliche Verschiedenheit fand, nicht auch morphologisch verschieden sind. Unsere modernen Systematiker setzen teilweise sogar die beiden letztgenannten Gräser in weit getrennte Gattungen.

D. Forskalii: Die Hüllspelzen sind groß, haben ein für das bloße Auge wahrnehmbares Internodium zwischen einander, umhüllen im übrigen jede eine Blüte, so wie es bei *Aira* üblich ist.

Die Deckspelzen tragen lange Haare, sind neunnervig. Die drei mittleren Gefäßbündel gehen in die Granne, von den je drei seitlichen läuft je das mittlere in die seitliche Spelzenspitze, während die anderen beiden vorher aufhören. Die Vorspelze zeigt im breiten Mittelfelde lauter wellwandige Langzellen, gegen die Nerven dazwischen Spaltöffnungen. Über den Nerven (Gefäßbündeln) liegen lateralwärts rauhbewimperte Kiele, deren Haare einzellig sind. Die Außenfelder bestehen aus Langzellen. Die Lodikel sind derb, breit gestutzt. Die Griffel sind dreimal länger als der Fruchtknoten und doppelt so lang wie ihre Narbe. Die Blatthäutchen sind durch Haare vertreten.

Von *D. provincialis* habe ich so spärliches Material, daß ich zwei nah verwandte virginische Arten hergenommen habe, deren eine *D. sericea* ist. Auch sie hat die in Haare aufgelösten Blatthäutchen. Die Deckspelze ist neunnervig. Hinter dem Grunde der Granne anastomosieren von jeder Seite zwei Nerven untereinander und mit dem Mittelnerv, dieser allein bleibt in der Granne deutlich. Der zweite Nerv vom Rande geht in eine Seitenspitze, die äußersten Nerven enden vorher. Die in die Granne eintretenden grünen Stränge verlieren alsbald ihre Farbe, um vor dem gewundenen Teile, in der Grannenspitze, wieder zu ergrünen. Die Vorspelze hat derbe feste Kiele, daneben grüne Streifen und außer den Stachelhaaren der Kiele zerstreute kurze stumpfe zweizellige Haare, ähnlich denen, die *Eragrostis minor* an diesen Stellen zeigt. Das Mittelfeld führt zwischen dick- und wellwandigen Langzellen kurze und breite Kieselkurzzellen ohne Stachelhöcker. Die Außenfelder haben glattwandige Langzellen. Die Lodikel sind am Grunde verschmälert, oben breit gestutzt, ziemlich derb. Die Stärke bildet in jeder Zelle des Endosperms nur wenige, undeutlich gegeneinander abgegrenzte Körner, welche leicht in kleine polyedrische Teile zerfallen.

Die andere virginische *Danthonia* hat in der Deckspelze nur sieben Nerven, von denen einer in die Granne geht, die beiden nächsten enden neben dem Grunde der Granne, die beiden dann folgenden laufen in die Seitenspitzen, die lateralen enden vor dem Rande. Die Vorspelze ist der von *sericea* ähnlich, nur fehlen die Kurzzellen fast ganz. Zweizellige Haare kommen wie bei jener vor. Die Lodikel haben dieselbe Form. Auch die Blatthäutchen sind in Haare aufgelöst. Es ist schwer zu denken, daß diese beiden Arten von *D. Forskalii* oder *D. provincialis* generell verschieden sein sollen.

Endlich mußte ich doch noch *Danthonia provincialis* heranschaffen. Denn Grob (Epidermis S. 74 f.) zählt dieses Gras unter denen auf, bei denen er das Nichtvorkommen zweizelliger Haare („Winkelhaare") festgestellt hat. Ich untersuche eine Vorspelze, sie hat vorn im Mittelfelde außer Stachelhöckern auch zweizellige Haare, gerade wie die gleich zu besprechende *Sieglingia decumbens*, der sie auch sonst ganz ähnlich sieht. Insbesondere kehren die verkieselten dickwandigen Langzellen wieder. Duval-Jouve untersuchte die Granne dieser Art (de l'arête fig. 18—20).

Dieselbe entspringt unterhalb der Spitze der Deckspelze, ist breit und dünn, fast bandähnlich, im hinteren Teile stark gedreht. Sie führt ein Gefäßbündel, das ganze übrige Gewebe ist parenchymatisch, ausgenommen einmal die bastähnliche Epidermis und außerdem im hinteren Teile zwei dünne Baststränge in den Rändern, im vorderen Teile ein Baststrang zwischen dem Gefäßbündel und der Rückenepidermis. Das Parenchym führt im vorderen, ungedrehten Teile reichlich Chlorophyll, während es in dem gedrehten Teile fast farblos erscheint.

Mit *Danthonia provincialis* in einem Atem nennt Duval-Jouve (a. a. O. S. 349) *Sieglingia decumbens* — nur diese beiden kann er meinen, wenn er von zwei *Danthonien* seines Landes spricht. Bei *Sieglingia* hat die Deckspelze sieben Nerven, drei davon laufen in je eine Spitze aus, zwischen ihnen und nach dem Rande zu liegt je ein nicht auslaufendes Gefäßbündel. Die Vorspelze besteht im Mittelfelde fast nur aus dick- und wellwandigen Langzellen, deren Inhalt größtenteils verkieselt. Die Nerven und Umschlagstellen sind wie bei den vorher beschriebenen *Danthonien*. Einzelne stumpfe zweizellige Haare trifft man neben dem vorderen Teile der Nerven und im Mittelfelde nahe dem Vorderrande. Die Außenfelder führen glattwandige Langzellen. Die Stärke zerfällt in kleine polyedrische Körnchen. So lange diese in den Zellen liegen, sind sie zu größeren abgerundeten Körnern vereinigt. Lodikel fehlen an den untersuchten Blüten, was leicht daraus zu erklären ist, daß unsere *Sieglingia* meist kleistogam blüht. Die Blatthäutchen sind auch hier in Haare aufgelöst. *Sieglingia* unterscheidet sich also nur dadurch von den vorher beschriebenen Pflanzen, daß die Grannen der Deckspelzen (und die Lodikel) verkümmert sind. Demnach besteht zwischen *Danthonia Forskalii*, den beiden virginischen Arten, *D. provincialis* und *Sieglingia decumbens*, eine so große Übereinstimmung, daß an eine generelle Trennung dieser Sippe nicht gedacht werden kann. Von den beiden Gattungsnamen ist *Sieglingia* um fünf Jahre älter als *Danthonia*. Er ist gegründet auf *Festuca decumbeus* Linné (nach den Zitaten in Aschersons Synopsis); eine andere gattungsverwandte Art kam für den Autor damals gar nicht in Frage. *Danthonia* basiert auf *Festuca decumbens* Linné und *Avena calycina* Villars ist also nichts anderes als ein Synonym zu *Sieglingia*, deren Aufstellung den Autoren (de Lamarck et Decandolle, flore française III. 1805) entgangen war.

Wie steht es nun mit der Histologie der Blätter. Von *Danthonia Forskalii* gibt Duval-Jouve bestimmt den in unserem vorläufigen System den *Panicoideen* zugeschriebenen Typus an. Und wenn man einen Blattquerschnitt von dieser Art durch die Lupe betrachtet, so sieht man eine Anzahl dunkelgrüner Ringe perlschnurähnlich aneinandergereiht, so wie sie Duval-Jouve von *Andropogon laniger* und *Sporobolus arenarius* abbildet.

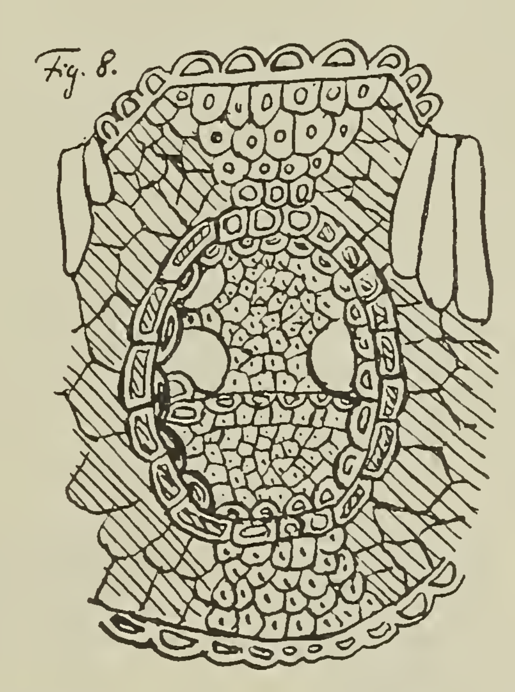
Das Blatt, welches ich untersuchte, hat nur schwache Gefäßbündel, lauter enge Röhren. Jedes solche Bündel ist im Querschnitte von einem Ringe radiär geordneter grüner Zellen um-

geben. An diese schließen sich meist rund herum, jedenfalls aber seitwärts andere grüne Zellen. Und solch grünes Parenchym ist in dünner Lage auch zwischen den Blattrippen in den schmalen Furchen vorhanden. Unter dem Mikroskope wird also aus der grünen Perlschnur ein dünner grüner Streifen, welchem in geringen Abständen dicke grüne Ringe aufgesetzt sind.

Ein Blatt von *Sieglingia sericea* hat in der Nähe des Randes mehrfach vier oder fünf schwache Gefäßbündel in ziemlich weiten Abständen zwischen stärkeren. Diese schwachen Bündel sind gerade so wie die von *Forskalii* von zweierlei Grün umgeben. Die stärkeren Bündel aber unterbrechen die grüne Farbe im Blattquerschnitt; oben und unten liegt zwischen ihnen und der Epidermis farbloses oder gelbliches, meist bastartiges Gewebe. Seitwärts aber liegen an der farblosen, bastähnlichen Bündelscheide die regelmäßig geformten Zellen, welche in dünnen Schnitten oft leer erscheinen, in dickeren immer grün aussehen. Weiterhin folgt gewöhnliches grünes Parenchym. Meist kann man über und unter dem Gefäßbündel zwischen seiner innersten Scheide und dem Bast eine Lage mehr dünnwandiger Zellen unterscheiden, welche zusammen mit den seitwärts liegenden radiären grünen sich zum Ringe schließen, aber sie sind farblos.

An *Sieglingia decumbens* habe ich Gefäßbündel mit vollständiger radiär geordneter grüner Scheide nur vereinzelt längs des Blattrandes gesehen. Die meisten sind gerade so wie die stärkeren der *sericea*. Ebenso ist es bei *Sieglingia calycina* (wie *Danthonia provincialis* billig heißen sollte).

Bei den europäischen und virginischen *Sieglingien* liegt ein Fall vor, der mit *Atropis distans* vergleichbar ist. Außerhalb der bastähnlichen Gefäßbündelscheide, zwischen ihr und der gewöhnlichen Parenchymscheide des Bündels, befindet sich eine Lage von Zellen, die meistens grün erscheinen, in dünnen Schnitten aber gelegentlich deutlich chlorophyllfrei sind. Wenn man dieser Erscheinung mit Mikrotom und Immersion zu Leibe geht, wird sich vielleicht zeigen, daß eine Lage farbloser Zellen von grünen Parenchymanastomosen stark durchsetzt ist. Für den Systematiker ist solche Untersuchung zu umständlich. An den dünnen Gefäßbündeln wird die bastähnliche Scheide undeutlich oder schwindet, dann kommt der Hirse typ zum Vorschein, wie er bei *S. Forskalii* ausgeprägt ist.



Querschnitt einer Blattrippe von *Sieglingia decumbens.*

Die Stengel von *Sieglingia decumbens* und *sericea* sind hohl, der von *Forskalii* bleibt voll.

7. Arundo (Phragmites), Molinia, Diplachne.

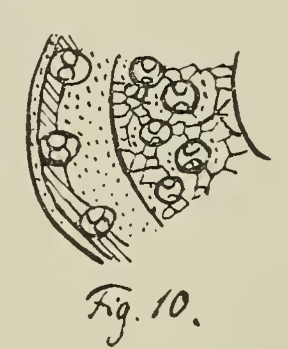
In meinen „Beiträgen" (a. a. O. S. 161) habe ich die Übereinstimmung wesentlicher Eigenschaften bei *Donax, Phragmites, Molinia* und *Diplachne* hervorgehoben, diese Sippen unter *Arundo* vereinigt und sie so auch in meiner Exkursionsflora aufgeführt.

Lehmann (a. a. O.) hebt hervor, daß bei *Donax* die Scheidengelenke gespalten seien wie bei manchen *Bambuseen, Paniceen, Stenotaphrum* und *Uniola,* während für unsere Wiesengräser und Getreide geschlossene Scheidengelenke die Regel bilden. Bei *Phragmites communis, Molinia coerulea* und *Diplachne fusca* sind diese Gelenke gleichfalls gespalten. *Phragmites* steht bei Lehmann in der Reihe der Sippen mit Stengelgelenk, während *Donax* und *Molinia* solche nicht haben sollen. Bei *Molinia* sind sie dennoch vorhanden; an Halmen, die am Grunde ein Knie bilden mußten, erkennt man sie deutlich. Desgleichen besitzt sie *Diplachne fusca.*

Schwendener (a. a. O. S. 62) erblickt im mechanischen Gerüst der Stengel von *Donax* und *Molinia* verschiedene Typen, allerdings nächst verwandte. *Molinia* hat innerhalb der Epidermis einen Parenchymzylinder, welcher in ziemlich regelmäßigen Abständen durch Gefäßbündel unterbrochen ist. Von diesen letzteren springen nach außen Bastrippen vor. Einwärts folgt auf den Parenchymzylinder der Bastzylinder, mit welchem die erwähnten äußeren Gefäßbündel zusammenhängen, und weiter einwärts schließen sich an ihn größere Bündel an. Zwischen diesen und bis zum zentralen Hohlraum folgt dann großzelliges farbloses Gewebe. Bei *Phragmites* sind die äußeren Rippen derart verbreitert und verflacht, daß sie einen äußeren Bastzylinder um den Parenchymzylinder bilden. Dieser letztere ist schmal geworden und die äußeren Gefäßbündel liegen nur noch mit je einer Hälfte in ihm, während die andere in den inneren Bastzylinder hineinragt. Auf diesen folgen wieder Gefäße, großzelliges Gewebe und der Hohlraum. Bei *Diplachne fusca* bilden die untereinander verschmelzenden inwendigen Bastbeläge der inneren Gefäße noch einen dritten, innersten Bastzylinder, und die Stücke des Parenchymzylinders bilden in sich Luftgänge.



Stengelquerschnitt von *Molinia.*



Stengelquerschnitt von *Phragmites.*



Stengelquerschnitt von *Diplachne.*

Das *Molinia*blatt hat im Anschluß an seine Gefäßbündel rund um die typische bastähnliche Scheide so gut wie nirgends Grün, sondern an den starken Bündeln Bast, an den schwächeren

Kollenchym oder farbloses Parenchym. Nach oben und unten reichen derartige Gewebe bis zur Epidermis, an beiden Seiten folgt schließlich ein grüner Streifen. Die Furchen zwischen den Gefäßbündeln sind mit Blasenzellen in der Bauchepidermis versehen, darunter folgt mehr oder weniger lockeres farbloses Gewebe, erst an der Rückenepidermis eine Lage von Assimilationsgewebe, welches nach beiden Seiten mit den grünen Außenscheiden der Gefäßbündel zusammenhängt. Also gleichsam ein weiter ausgeprägtes *Atropis*blatt, oder ein *Sieglingia*blatt vom *Decumbens*-typus, bei dem das Grün von den Gefäßbündeln zurückgewichen ist.

Auch *Phragmites* hat im Blatte um seine bastähnlichen Gefäßbündelscheiden zunächst Bast, Kollenchym oder farbloses Parenchym. Aber der Wechsel von Rippen und Furchen ist nicht so regelmäßig wie bei *Molinia*, je zwei Blasenzellstreifen haben oft eine ganze Anzahl von Gefäßbündeln zwischen sich, und wo solche dünn, auf die Siebröhren reduziert, sind, ist in der Bauchhälfte des Mesophylls das grüne Parenchym stärker entwickelt.

Diplachne fusca sieht anders aus, ihre Blätter sind ähnlich wie die von *Festuca ovina* eingerollt, die Gefäßbündel sind dünn, meist an der Bauchseite von Grün überwölbt, und seitwärts tritt diese Färbung bis an die innere bastähnliche Scheide heran.

Die Deckspelzen sind bei allen drei Arten dreinervig, nur der Mittelnerv erreicht den vorderen Rand. Bei allen dreien ist im Zellnetz der durchscheinenden Teile ein Wechsel von Langzellen mit Korkkurzzellen oder typischen Kurzzellpaaren charakteristisch. Bei allen kommen an gewissen Stellen über Kieselkurzzellen einzellige, über Korkkurzzellen zweizellige Haare vor. Die letzteren haben dieselbe Form wie bei *Sieglingia*, die ersteren sind meist nur als Stachelhöcker entwickelt. Im Zellnetze der Vorspelzen liegen zwischen dünn- und wellwandigen Langzellen Korkkurzzellen, seltener Kurzzellpaare, selten einzelne Kieselkurzzellen mit Stachelhöckern. Bei *Molinia* und *Diplachne* hat auch die Vorspelze zweizellige Haare auf Korkkurzzellen; bei *Phragmites* suchte ich sie vergeblich, dort sind überhaupt die Kurzzellen nur zerstreut, während sie bei den anderen Arten fast regelmäßig mit den Langzellen wechseln. Auffallend oft zeigen sich bei allen drei Arten wohlentwickelte Spaltöffnungen an dünnen farblosen Stellen beider Spelzen. Bei *Phragmites* liegen über den Gefäßen der Vorspelze Kieselkurzzellen, die fast die Umrißformen von Spaltöffnungsapparaten besitzen und vielleicht mit den „Hantelzellen" des *Molinia*blattes (Grob a. a. O. S. 59) verglichen werden können. *Diplachne* zeigt in der Deckspelze papillös aufgetriebene Enden von Langzellen, in denen dunkle Ausscheidung (wohl Kieselsäure) liegt. Die Lodikel aller drei Arten sind breit, oben wie quer abgeschnitten. Die Narben sind dicht und ringsum fiederig, die zuweilen gegabelten Fiedern dicht papillös.

Eigentümlich sind für *Phragmites* die Bruchstellen der Ährchenachse. Sie liegen nicht wie gewöhnlich dicht unter jeder Deckspelze, sondern dicht über ihr, so daß in der Vorspelzenfurche immer nur ein kleines Stümpfchen bleibt, dagegen am Grunde

der Deckspelze ein längerer Stiel, der mit Hilfe seiner langen Haare die leeren Spelzen zum Fliegen befähigt. So weit ich sehe, brechen die Ährchen aber erst dann, wenn die Früchte ausgefallen sind. Alles in allem sind die besprochenen Arten nächst verwandt, *Molinia* und *Phragmites* noch näher untereinander, als mit *Diplachne fusca,* welche u. a. auch dadurch auffällt, daß sie echte Blatthäutchen besitzt, wo *Molinia* und *Phragmites* Haarreihen tragen. Indes fällt dieser Unterschied schon weg, wenn man *Diplachne serotina* (Coste Fl. de France Fig. 4127) heranzieht.

Hackel (Natürl. Pflanzenf. a. a. S. 69) und Baillon (Monographie des *Graminées* 1893 S. 144 u. 230) heben die nahe Verwandtschaft von *Diplachne* mit *Sieglingia* hervor. Nahe ist sie wohl. Aber näher steht doch *Sieglingia decumbens* bei den durch Hackel und Baillon weit von ihr getrennten begrannten *Danthonien.* Und *Diplachne* mit ihrer einspitzigen, bei unserer Art nur dreinervigen Deckspelze hat mehr gemeinsames mit *Molinia* als mit *Sieglingia.*

Beschluß zu I (1—7).

Es hat sich gezeigt, daß die vorgefaßte Subtribus der *Coicinae* hinfällig ist und in den *Andropogoninae* aufgehen muß.

Ferner ergab sich, daß das Aussehen des grünen Parenchyms im Blattquerschnitte innerhalb einer Gattung recht verschieden sein kann, je nachdem die einzelnen Arten hellen oder dunklen, nassen oder trocknen Standorten angepaßt sind. Dagegen hat es nicht den Anschein, als ob Vertreter verschiedener Gattungen unter gleichen äußeren Verhältnissen gleichartige Blätter bekommen könnten. *Molinia coerulea* und *Sieglingia decumbens* wachsen oft beieinander, gehören auch in verwandte Genera. Dennoch ist das *Sieglingia*blatt durch das Herantreten des Grün bis an die innere Gefäßscheide denen amerikanischer *Danthonien* ähnlicher als dem von *Molinia.* Und *Diplachne fusca* bleibt wiederum eine Stufe weiter vom Hirsetyp entfernt als die sonst in der Blattform und Gewebsanordnung ähnliche *Sieglingia* (*Danthonia*) *Forskalii.*

Es wird schwer möglich werden, eine Definition zu finden, welche die Blätter der präsumierten *Sporoboleae* von denen der *Eugramineae* scharf scheidet. Die Untersuchung, über welche in vorstehenden Paragraphen berichtet ist, weist darauf hin, daß die *Sporoboleen* doch näher mit *Gramen* verwandt sind als mit *Panicum.*

Indessen haben *Eragrostis, Sieglingia* und *Arundo,* die drei Gattungen, in welchen einerseits beinahe echte Grasblätter und andererseits mehr oder weniger hirseähnliche auftreten, mancherlei gemeinsam: Fast alle Arten zeigen an den Spelzen zweizellige Haare, die in der *Gramen*sippe nie beobachtet wurden. In allen drei Gattungen besteht die „Neigung", das Blatthäutchen in Haare aufzulösen. Unfraglich sind *Sieglingia* und *Arundo* näher miteinander verwandt als mit *Eragrostis,* die durch die

vollen Stengel und das Verhalten der Ährchenachse doch sehr auffällt und sich auch im Blattbau mehr dem Hirsetyp nähert als die beiden anderen.

II. Die grannentragenden Eugramineae. (§§ 8—14.)

Unfraglich nah verwandt mit *Gramen* und untereinander sind die Arten, welche sich um *Avena* und *Agrostis* gruppieren. Es sind ihrer etwa 400 überhaupt, in unserer Flora fast fünfzig. Typisch ist für sie eine Deckspelzengranne, die in einen hinteren gedrehten und einen vorderen pfriemlichen Teil differenziert ist, die „arête" Duval-Jouves, welche in „colonne" und „subule" zerfällt. Sippen mit einfacher Granne („subule") oder ganz ohne solche können hier nur angegliedert werden, wenn sie sich als Abkömmlinge von Grannenträgern irgendwie legitimieren.

Nun ist es strittig, ob *Lasiagrostis* zu *Calamagrostis* gehört oder zu *Stipa*. Infolgedessen wird *Stipa* in dieses Kapitel aufgenommen. Zwei andere Fragen, die von vornherein auftauchen, sind die: *Agrostideen* und *Aveneen* sind bisher eigentlich nur dadurch unterschieden, daß erstere einblütige, letztere mehrblütige Ährchen haben — ist das natürliches System? Und Duval-Jouve bildet aus der *Aira*sippe Grannenquerschnitte ab, die eher auf *Sieglingia* (*Danthonia*) oder *Sporobolus* deuten als auf *Avena* — gibt das eine Handhabe zur Erkennung übersehener Verwandtschaftsverhältnisse?

8. Stipa.

Wenn wir die Hackelsche Gattung *Stipa* auf ihren systematischen Platz zu bringen versuchen, so sehen wir uns bald genötigt, sie erst einmal zu teilen. Die Sippen *Macrochloa, Aristella, Lasiagrostis* u. a., welche Hackel fast verächtlich als „schwache Sektionen" summarisch abfertigt, sind einander und der echten *Stipa* zwar im Wuchs und Aussehen sehr ähnlich, aber systematisch zeigen sich bei ihnen Verschiedenheiten, die zum Teil erheblich bedeutender sind als etwa die zwischen *Festuca, Poa* und *Lolium*.

Duval-Jouve (de l'arête) zeigt, daß der Bau der Granne bei *S. pennata, juncea, capillata* und *tortilis* wenig verschieden ist. Alle haben drei Gefäßbündel und an jeder Seite einen Strang grünen Gewebes. Sehr ähnlich ist dieser Sippe noch *Aristella bromoides,* deren Blatt dem von *Stipa pennata* ganz ähnlich gebaut ist und keinen Anlaß gibt zum Vergleich mit dem Hirsetypus. Aber *Macrochloa tenacissima* und *Lasiagrostis calamagrostis* haben nur ein Gefäßbündel in ihren Grannen, die überhaupt denen der *Avena*sippe ähnlich gebaut erscheinen.

Bei *Arthratherum,* welches zur Hackelschen Gattung *Aristida* gehört, sind die Grannen dreispitzig. Ihr hinterer Teil, der Stiel, ist wie bei *Stipa* beschaffen, vorn, in der morphologischen Spreite, trennen sich die drei Bündel als selbständige Blättchen.

Duval-Jouve zieht weiter noch *Lagurus* zum Vergleiche heran, bei dem die Granne rückenständig ist und ein Leitbündel

führt, die Spelze aber in zwei Spitzen ausläuft — wenn die Granne endständig wäre und mit den Spelzenspitzen verwüchse, käme der *Stipa*typus heraus. Nun, der Vergleich hinkt. Die *Lagurus*spitzen sind den Öhrchen der Blattscheide homolog, die dreibündelige *Stipa*granne kann man sich aber als dreinervige Blattspreite vorstellen.

Arthratherum läßt sich von *Stipa* herleiten durch Spaltung der Granne. Umgekehrt *Stipa* von *Arthratherum* herzuleiten geht nicht wohl an, da dreizählige Blätter kaum zu den Eigenschaften alter Grassippen gehört haben. Außerdem hat *Stipa* noch den vollständigen inneren Blumenblattkreis, *Arthratherum* hat die hintere Lodikel eingebüßt.

Grob erwähnt (S. 58), daß die Blattepidermis von *Stipa* über den Baststreifen lange und kurze Zellen in regelmäßiger quinkunzialer Abwechselung zeigt. Genau so sieht man das Zellnetz im Mittelfelde (zwischen den beiden Nerven) der Vorspelze von *Stipa capillata*. Dagegen hat *Lasiagrostis Stillmanni* eine Vorspelze mit vier deutlichen Nerven, ihr Gewebe ist im Mittelfelde zarter als zwischen den Nervenpaaren jeder Seite — ganz ähnlich wie bei *Ammophila*. Die Kurzzellen sind nicht so regelmäßig geordnet wie bei *Stipa capillata* und tragen im hinteren Teile der Spelze lange weiche Haare.

Bei *Stipa capillata* sind die erwähnten Kurzzellen der Vorspelze dickwandig. An der Spitze, wo die beiden Nerven fast zusammenstoßen, treten auch Kurzzellenpaare auf. Die ganze Spelze ist glatt und kahl. *Stipa pennata* zeigt das schachbrettähnliche Lang- und Kurzzellenmuster nicht nur im Mittelfelde der Spelze, sondern auch noch weit seitwärts über die Nerven hinaus. An der Spitze, wo die Nerven zusammenfließen, werden Kurzzellenpaare häufig und sie tragen zum Teil Stachelhöcker und ganz vorn lange weiche Haare. Die Kurzzellen sind bei dieser Art nicht so derbwandig wie bei *capillata*.

Lasiagrostis calamagrostis unterscheidet sich von der vorhin erwähnten *L. Stillmanni* (die ich bei meiner Arbeit anfänglich als einzige zur Hand hatte) dadurch, daß die Vorspelze nur zwei Nerven erkennen läßt. Diese verlieren sich in der Mitte, ohne sich zu nähern. Das Mittelfeld zeigt am Grunde ganze Reihen von Kurzzellen, oft mehrere nebeneinander zwischen reinen Langzellreihen. Weiter vorn wiegen Langzellen vor, doch kommen Kurzzellen auch hier nicht nur einzeln und paarweise, sondern bis zu acht hintereinander vor. Vorn ist die Vorspelze behaart, die Haare entspringen aus verhältnismäßig langen Kurzzellen. Die Randfelder sind am Grunde langzellig, vorn führen sie Kurzzellen, meist in Paaren, von denen die vordere Zelle einen Stachelhöcker trägt. Also ein von den beiden echten *Stipa*arten ganz abweichendes Bild.

Macrochloa tenacissima hat in der Vorspelze zwei schwache parallele Nerven, die sich vom Mittelfelde kaum abheben. Die Kurzzellen liegen fast immer paarweise hintereinander.

Recht ähnlich diesem Grase ist *Piptatherum holciforme* (Kotschy pl. Pers.), bei welchem die Vorspelze im allgemeinen derber ist,

aber auch die gepaarten Kurzzellen und ziemlich parallelen Nerven zeigt, außerdem ist sie behaart. Dagegen ist die Vorspelze von *Oryzopsis cuspidata* eher der von *Arthratherum pungens* vergleichbar, wiewohl sie viel derber und fester erscheint.

Dieses *Arthratherum pungens* hat eine Vorspelze, die nicht viel größer ist als ihre Lodikel. Die beiden am Grunde genäherten Nerven divergieren und verlieren sich. Das charakteristische Gewebe des Mittelfeldes besteht aus lauter glatten Kurzzellen, es füllt nicht den ganzen Raum zwischen den Nerven aus; im übrigen sieht man dünnwandige Langzellen. Die ganze Fläche ist glatt. Ebenso rein kurzzellig ist die Vorspelze von *Piptatherum paradoxum*, doch trägt sie Haare.

Wenn man also den Namen *Stipa* für eine systematische Einheit bewahren will, so muß man ihn einschränken auf diejenigen Arten, welche eine vierkantige, von drei Gefäßbündeln durchzogene Granne haben. Sobald man *Macrochloa* und *Lasiagrostis* oder auch nur eine von beiden hinzuzieht, bekommt man ein Artengemenge, welches sich von *Calamagrostis* und *Avena* nur noch künstlich abgrenzen läßt. Ob *Piptatherum, Oryzopsis* und *Arthratherum* in eine Gattung mit *Stipa* gehören, bleibt außerdem fraglich.

Die Blätter von *Stipa* und den ähnlichen Sippen sind, wie Duval-Jouve feststellte, nach dem einfarbigen Typ gebaut, d. h. sie haben keine radiären grünen Zellen um die Gefäßbündel. Das Duvalsche Bild von *Stipa altaica* (Histotaxie Taf. 17, Fig. 11) zeigt um die bastähnliche Gefäßbündelscheide zunächst farbloses Parenchym, an den Seiten in einer Lage, oben und unten in mehreren. Bei *Stipa pennata* grenzt seitwärts an die innere Scheide unmittelbar grünes Gewebe, ebenso bei *Aristella bromoides*. Die Stärkekörner sind bei *Stipa capillata* zusammengesetzt, ganz ähnlich wie bei *Avena* und *Festuca*.

9. Agrostis.

Die Gattung *Agrostis* meiner Exkursionsflora umfaßt die Hackelschen Gattungen *Agrostis, Calamagrostis, Ammophila* und *Apera*. Von *Calamagrostis* wurde früher zuweilen noch *Deyeuxia* geschieden. Nun kennt man Bastarde zwischen *Ammophila* und *Calamagrostis*, zwischen *Agrostis* und *Calamagrostis* und zwischen *Calamagrostis* und *Deyeuxia*. Damit ist bewiesen, daß diese vier Sippen aufs nächste miteinander verwandt sind. Ob man diesen Verwandtschaftsgrad mit dem Begriffe der Gattung verbindet, wie ich es tue, das ist schließlich eine Frage der Zweckmäßigkeit. Um das Wort *Agrostis* nicht vieldeutig werden zu lassen, hätte ich vielleicht besser getan, die erweiterte Gattung nicht mit diesem Namen, sondern etwa mit *Panagrostis* zu bezeichnen.

Apera wird von vielen Systematikern, die den Gattungsbegriff viel enger fassen als ich, mit *Agrostis* vereinigt, diesen bin ich gefolgt; vielleicht war das unvorsichtig.

Ammophila hat eine Vorspelze mit vier Nerven, das Mittelfeld ist sehr schmal, zeigt wie die Zwischennervenfelder Lang-

zellen mit dicken welligen Seiten und teils einzeln, teils paarweise stehende Kurzzellen. Auch die Randfelder haben noch dickwandige wellige Langzellen, ihre Kurzzellen tragen zum Teil Stachelhöcker. Die vier Nerven sind auch rauh, die drei von ihnen eingefaßten Felder aber glatt.

Calamagrostis arundinacea hat in der Vorspelze nur zwei Nerven, alle Zellen sind dünn- und meist geradwandig, Kurzzellen im Mittelfelde selten. Die Übereinstimmung mit *Ammophila* liegt darin, daß die Randfelder lange Stachelhöcker tragen, während das Mittelfeld glatt ist.

Agrostis alba hat nur am Grunde, *A. vulgaris* gar keine deutlichen Nerven in der Vorspelze, das Gewebe ist zart, aus glatten Langzellen zusammengesetzt.

Überall bei diesen Pflanzen sind die Vorspelzennerven parallel oder divergierend, nirgends konvergierend, wie wir es bei *Stipa* sahen.

Apera spica venti zeigt im Mittelfelde der zarten zweinervigen Vorspelze zwischen wellwandigen Langzellen runde kieselhaltige und warzige Kurzzellen, meist einzeln, seltener paarweise. Die Randfelder aber sind glatt, wenn man von einzelnen, den Nerven benachbarten Höckern absieht; die Nerven sind rauh. Der vordere Rand ist durch weit vorspringende Zellen gezähnt, während er bei *Agrostis alba* und *vulgaris* ganz ist. Im ganzen sieht die Vorspelze von *Apera* nicht aus wie die von *Agrostis* und *Calamagrostis*, sondern wie die von *Aira* und *Weingaertneria*.

Die Blätter der hier in Rede stehenden Arten sind nach dem Gramentypus gebaut. Im übrigen zeigen die Arten verschiedener Standorte und Klimate bedeutende Eigentümlichkeiten (vergl. Duval-Jouve, Histotaxie p. 332 f., 337 ff., 341, 352 ff.). Grob stellt für einzelne Arten das Fehlen zweizelliger Haare fest (S. 74 f.) und bemerkt, daß die Kieselkurzzellen bei *Agrostis* verhältnismäßig lang und wellwandig sind (S. 45). Schwendener erwähnt, daß in den Stengeln von *Calamagrostis* außer den an den subepidermialen Bast anstoßenden Gefäßbündeln auch noch mehr zentralgelegene vorkommen, was auch bei *Apera* der Fall ist (Mechan. Prinzip. S. 62).

Ein Querschnitt aus der Granne von *Calamagrostis arundinacea* zeigt in der Mitte ein Gefäßbündel, umgeben von etwa sechs großen dickwandigen Zellen. Daran schließen sich nach dem Rücken zu kleine dickwandige Zellen, nach rechts und links grünes Parenchym, um welches vom Rücken her das dickwandige Gewebe halb herumgreift, und das Ganze umgibt eine engzellige, mit Stachelhöckern versehene Epidermis. Das Bild ist demjenigen, welches Duval-Jouve von *Arrhenatherum elatius* gibt, recht ähnlich.

Die Granne der *Apera spica venti* besitzt etwa zehn bis zwölf Längsreihen von Epidermiszellen, welche durch ihre stark gewölbten dicken Außenwände tiefe Furchen zwischen sich bilden. Sie sind von Stachelhöckern rauh. In der Mitte ist ein schwaches Gefäßbündel. Auf dem Querschnitte erscheint dieses von fünf oder sechs großen dickwandigen Zellen umgeben, an welche sich nach außen die Epidermis meist unmittelbar anschließt; nur

stellenweise sind noch einige Zellen dazwischen. Dieses Bild ist denjenigen ähnlich, welche Duval-Jouve von *Aira caryophyllea* und *Anthoxanthum odoratum* gibt, besonders dem letzteren.

Agrostis canina aber hat fast dieselbe Granne wie *Calamagrostis arundinacea,* rechts und links vom zentralen Gefäßbündel einen Strang grünen Parenchyms, rücken- und bauchwärts Bastzellen.

Bei dieser Lage der Dinge erscheinen *Ammophila, Calamagrostis* und *Agrostis* auch dann näher untereinander verwandt als mit *Apera,* wenn man nicht auf ihre Verschwägerung, sondern auf histologische Eigentümlichkeiten der Hochblätter Wert legt.

10. Lasiagrostis.

Es ist nun zu erörtern, ob die im vorletzten Paragraphen von *Stipa* geschiedene Sippe *Lasiagrostis* mit *Agrostis* im weiteren Sinne (*Panagrostis*) zu vereinigen sei. Nicht wenige Systematiker ziehen sie zu *Calamagrostis,* so noch neuerdings Coste (in der Flore de France III, p. 563), der nicht einmal *Ammophila* mit in dieselbe Gattung einläßt.

Als ich oben *Lasiagrostis* von *Stipa* schied, bemerkte ich, daß *L. Stillmanni* (Bolander, aus Kalifornien) durch Nervatur und Zellnetz ihrer Vorspelze an *Ammophila* erinnerte. Aber die Vorspelze von *L. calamagrostis* ähnelte durch ihre vielen Kurzzellen wieder denen von *Arthratherum, Oryzopsis* und *Piptatherum,* die ihrerseits *Stipa* nahe blieben.

Duval-Jouve macht auf die Übereinstimmung im Baue der Granne zwischen *L. calamagrostis* und der *Avena*sippe aufmerksam. Ich wies im vorigen Absatz nach, daß dieses Merkmal auch *Calamagrostis* zukommt.

Auffällig sind bei *Lasiagrostis calamagrostis* noch die rauhen Antherenspitzen. Bei *L. Stillmanni* ist dieses Merkmal nur schwach ausgeprägt, desto augenfälliger bei *Oryzopsis cuspidata*; es fehlt aber bei *Piptatherum paradoxum* (nach Reichenbach, Ic. fl. Germ.) und *holciforme.* Für *Piptatherum paradoxum* weist zudem Duval-Jouve einen eigentümlichen Bau der Granne nach: bauchwärts von dem Hauptleitbündel liegt ein zweites, welches nach Ausweis seiner Entwickelung aus zweien (den bei *Stipa* getrennt bleibenden) hervorgeht.

Oryzopsis cuspidata hat im Bau ihrer Blätter insofern Ähnlichkeit mit den von Duval-Jouve (Histotaxie) abgebildeten *Spartina, Stipa altaica* und *Glyceria festucaeformis,* als die Nerven farblos sind. Das Gefäßbündel zeigt zwischen dem Siebröhren- und dem Gefäßteil keine Scheidewand, es ist zunächst von einer Bastscheide, darum von mehr weitlumigen farblosen Zellen umschlossen, zwischen diesen und der Epidermis liegen farblose kollenchymatische bis libriforme. Grünes Parenchym füllt die auf der Bauchseite längsgefurchten Zwischennervenräume, unter den Furchen liegt mitten im Parenchym ein dünnes Gefäßbündel, so wie es die Duvalsche Figur von *Glyceria festucaeformis*

darstellt. Die Vorspelze ist, wie gesagt, kurzzellig, die Zellen sind dickwandig, nicht warzig und nicht rauh, aber einige tragen lange weiche Haare. Die Lodikel sind vorn erheblich breiter als am Grunde, erscheinen fast wie benagelt. Auffällig leicht löst sich der Same aus der unreifen Frucht. Das sind Unterschiede genug von den nächstähnlichen Gräsern unserer deutschen Flora, namentlich von *Lasiagrostis.* Aber auch mit *Piptatherum paradoxum* darf man diese *Oryzopsis* nicht in einen Topf werfen, es sei denn, daß man sie alle beide mit *Stipa* vereinigen will.

Von *Lasiagrostis* möchte ich zunächst feststellen, ob die erwähnte amerikanische Art *Stillmanni* mit unserer *calamagrostis* wirklich nahe genug verwandt ist, um mit ihr auch bei enger Fassung des Gattungsbegriffes zusammen zu bleiben. Ihre Granne sieht im Querschnitte, was die Anordnung der Zellen betrifft, der von *Avena bromoides* (Duval-Jouve, de l'arête), durch weitere Lumina aber mehr der von *Avena sempervirens* ähnlich, gehört also demselben Typus an wie unsere *Las. calamagrostis* und auch *Calamagrostis arundinacea.* Die Vorspelze von *Las. Stillmanni* erinnert, wie oben bei *Stipa* bemerkt, sehr an die von *Ammophila.* Die amerikanische Art steht systematisch unfraglich zwischen unserer *Las. calamagrostis* und der aus *Ammophila* und *Agrostis* gebildeten Sippe, dieser letzteren sogar näher.

Von *Lasiagrostis Stillmanni* lassen sich *Ammophila* und *Calamagrostis* jede für sich und als dritte *Lasiagrostis calamagrostis* herleiten. Eine Sippe, welche *Ammophila* und *Calamagrostis* einschließt, wäre nicht natürlich, wenn sie nicht auch *Las. Stillmanni* aufnähme. Zwischen der letzteren und *Las. calamagrostis* sind aber die Unterschiede nicht so erheblich, daß ich darum eine Scheidewand aufrichten möchte, selbst dann nicht, wenn unter den von mir nicht untersuchten Arten sich keine Übergänge finden sollten.

Lasiagrostis findet also ihren Platz mit *Agrostis, Calamagrostis* und *Ammophila* zusammen in einer Sippe, welche von *Stipa, Piptatherum* und *Oryzopsis* unterscheidbar zu sein scheint und einstweilen *Panagrostis* heißen mag.

Die Zahl der Arten, welche in diese Sippe gehören, schätze ich nach den Angaben in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" auf etwa 250.

11. Lagurus.

Duval-Jouve (de l'arête p. 57) weist darauf hin, daß die Granne des *Lagurus ovatus* ganz ähnlich gebaut ist wie die von *Avena bromoides,* überhaupt den *Avenen*typus hat. Fast ebenso groß ist aber in diesem Punkte die Ähnlichkeit mit *Calamagrostis arundinacea.*

Die Vorspelze ist zweinervig, hat ein schmales glattes Mittelfeld mit langen dünnwandigen Zellen und rauhe Randfelder, auf denen indessen die Stachelhöcker in lange Haare übergehen. Die Nerven laufen in rauhe Büschel aus. Das Bild ist also ähnlich wie bei *Calamagrostis arundinacea,* doch nähert es sich durch die

Haare dem von *Lasiagrostis Stillmanni*. Lodikel fehlen oder sind ganz kümmerlich. Sie werden ersetzt durch die hinten sehr verbreiterten Ränder der Vorspelze, welche vor der Blüte übereinander greifen. Die Stärkekörner sind kugelähnlich, zusammengesetzt wie bei *Avena, Festuca* usw.

Seinen Rang als Gattung verdankt *Lagurus* nur der Eigenschaft, daß die Hüllspelzen sehr schmal und mit langen Haaren besetzt sind. Seit diese Organe nicht mehr als Kelch gelten, sondern der eigentlichen Blüte schon recht fern stehen, hat dieses Merkmal an systematischem Werte sehr verloren. *Lagurus* erscheint mir ohne Schwierigkeit auf *Lasiagrostis* zurückführbar zu sein, keinesfalls kann er als selbständige Gattung neben *Panagrostis* bestehen.

12. Avena, Arrhenatherum und Gaudinia.

Unter *Avena* sind in meiner Exkursionsflora die folgenden Hackelschen Gattungen vereinigt: *Aira, Corynephorus, Deschampsia, Trisetum, Ventenata, Avena, Arrhenatherum, Gaudinia* und *Koeleria*. Wie ich schon eingangs bemerkte, handelt es sich hier um ein Provisorium. *Koeleria* und *Trisetum* wollte ich vereinigen; und bei dem Versuche, die übrigen *Aveneen* zu scheiden, schien es mir, als wenn die Trennungslinie nicht zwischen den alten Gattungen durchzuführen wäre, sondern durch *Avena* Hackel gehen müßte. Ich will jetzt die eben aufgezählten Sippen einzeln vornehmen und mit Hackels *Avena* beginnen.

Um das vorweg zu nehmen, die Zugehörigkeit ihrer aller zu den *Eugramineae* ist fraglos. In Duval-Jouves Histotaxie sind Angaben über die Blattanatomie zu finden von *Deschampsia cespitosa* u. a., *Avena bromoides, sterilis, sempervirens* u. a., *Koeleria cristata, Trisetum flavescens*. *Avena*stärke ist bekannt. *Koeleria cristata* hat gleichfalls aus kleinen Teilen zusammengesetzte Körner.

Was nun *Avena* im Hackelschen Sinne betrifft, so finden wir bei Duval-Jouve den Bau der Granne von *A. barbata, sempervirens, pubescens* und *bromoides* eingehend dargestellt und abgebildet. Die Arten unterscheiden sich voneinander zwar nicht bedeutend, aber ebenso unbedeutend sind ihre Unterschiede in diesem Merkmal von den Arten der *Agrostis*sippe (*Panagrostis*).

Die Vorspelze sieht bei unseren haferartigen Wiesengräsern (*Avenastrum*) verschieden aus von derjenigen der eigentlichen Haferarten (*Avena* Tournefort, *Euavena* Hackel). Ich bespreche die letzteren zunächst. Bei *Avena strigosa, fatua* und *brevis* sehen wir an den Umschlagstellen der Vorspelze feste Nerven, welche Wimpern oder Borsten tragen und zur Blütezeit noch an jeder Seite von einem grünen Streifen begleitet sind. *Avena strigosa* zeigt in diesen Streifen Langzellen und Spaltöffnungen. Das Mittelfeld der Spelze hat dick- und wellwandige Langzellen, dazwischen runde, meist glatte Kurzzellen, nur gegen die Spitze mehr Stachel-

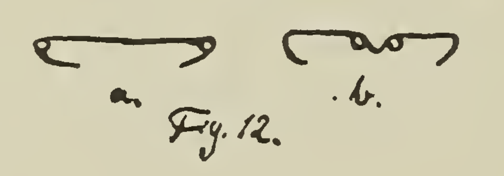
höcker. Die umgeschlagenen Ränder haben glattwandige Langzellen, dazwischen nach der Spitze zu viel stachelhöckerige Kurzzellen. Der Spelzenrand ist vorn gewimpert.

A. fatua zeigt im Mittelfelde einen größeren Teil der Kurzzellen stacheltragend, während bei *A. brevis* Mittel- und Randfelder fast ganz glatt sind. Bei allen dreien tragen die Lodikel über einem dicken, breiten Grunde eine dünnhäutige, schief dreieckige Spitze von der ungefähren Länge des behaarten Fruchtknotens.

Betrachten wir nun unter den *Avenastren* zuerst die Vorspelze von *Avena pubescens*, so sehen wir in ihrer Mitte eine schmale, nach vorn breiter und flacher werdende Längsfurche, welche von den beiden grünen Nerven begrenzt wird; die Umschlagstellen liegen namentlich hinten weit seitwärts von den Nerven. Das schmale Mittelfeld, die Furche, in welcher die Achse gelegen hat, zeigt nur dünnwandige farblose Langzellen, längs der Nerven ein paar Reihen mit Spaltöffnungen über grünem Parenchym. Auf den Nerven stehen im hinteren Fünftel der Spelze rückwärts gerichtete Stachelhöcker, dann folgt eine ziemlich glatte Strecke, weiter nach vorn vorwärts gerichtete Stachelhöcker, die gegen die Spitze, wo die Nerven schwach sind, in Wimpern übergehen. Die Randfelder der Spelze tragen von den Nerven bis zu den Umschlagstellen zwischen dick- und wellwandigen Langzellen viele runde, meist stacheltragende Kurzzellen. Die umgeschlagenen Ränder sind dünn- und langzellig. Vorn zeigt die Spelze einen Ausschnitt, ihr Saum ist hier nicht gezähnt, wohl aber im vordersten Teile der umgeschlagenen Seitenränder. Also ein ganz anderes Bild als bei den Ackerhafern, bei denen die festen Nerven in den Umschlagstellen liegen.

Die Lodikel sind denen der *Euavena*arten ganz ähnlich.

Bei *Avena pratensis* sehen wir auf dem hinteren Teile der Vorspelze gleichfalls die beiden nahe nebeneinander liegenden, eine Furche begrenzenden Nerven, aber bald divergieren sie, erreichen die Umschlagstellen und bilden im vorderen Teile des Organs gewimperte Kanten. Hier ist also ein Übergangszustand zwischen den Bildern der *Euavena*-sippe und der *A. pubescens*. Die Furche ist in der Spelzenfläche auch da noch erkennbar, wo die Nerven auseinandergewichen sind. In ihr sehen wir nur dünnwandige Langzellen. Zwischen der Furche und den von ihr abgewichenen Nerven aber liegen zwischen den hier derberen langen viele runde, oft stacheltragende Zellen. Dagegen sind seitwärts von den Nerven auch im hinteren Teile der Spelze keine Kurzzellen.



Schematischer Durchschnitt der Vorspelze von *a Avena fatua* und *b Avena pubescens*.

Während diese Bildung der Spelze leicht als Übergangsform zwischen den vorher beschriebenen aufgefaßt werden kann, sind die Lodikel bei *A. pratensis* abweichend gebildet. Sie sind am Grunde verhältnismäßig dünn und schmal, laufen dann in eine

feine Spitze aus, welche zur Blütezeit den Fruchtknoten deutlich überragt, und von welcher unterhalb der Mitte ein feiner langer Zahn seitwärts den Fruchtknoten umgreift.

Avena planiculmis, versicolor und *bromoides* haben auch solche schmalen, langen und zahntragenden Lodikel. Desgleichen sind ihre Vorspelzen denen der *A. pratensis* ähnlich. Alle haben den zarten Längsstreifen in der Mitte, der hinten von den Nerven, weiter vorn von derbem, kurzzellenführendem Gewebe begrenzt wird, bei allen gehen die Nerven ungefähr in halbem Abstande von der Basis in die Umschlagstellen über, und bei allen sind die seitwärts ven den Nerven gelegenen Teile langzellig und glatt. Spaltöffnungen sind meist längs der Nerven, zuweilen auch am Spelzenrande weiter lateralwärts zu finden.

Avena pratensis mit seinen Verwandten (*planiculmis, versicolor, bromoides*) steht demnach nur hinsichtlich des Verlaufes der Vorspelzennerven zwischen *pubescens* und *Euavena,* zeigt aber in seinen Lodikeln eine Eigenheit.

Avena sempervirens und *desertorum* haben Lodikel von ähnlicher Gestalt wie *Euavena* und *pubescens,* nur etwas verlängert, doch ohne Zahn.

Avena desertorum steht hinsichtlich der Lage der Nerven seiner Vorspelze zwischen *pubescens* und *pratensis*; sie divergieren, aber erreichen die Umschlagstellen meist erst im vordersten Drittel, und hier laufen grüne, mit Spaltöffnungen versehene Streifen neben ihnen. Eine Furche mit zartem Gewebe ist hier nicht vorhanden, das Mittelfeld (zwischen den Nerven) zeigt enge, dickwandige Zellen, die einen lang, die anderen kurz und rund, die letzteren tragen oft Stachelhöcker. Auch Kurzzellenpaare sind hier nicht selten. Die Seitenfelder sind im allgemeinen langzellig, aber an der Umschlagstelle sind mehreren Zellreihen kurze Stachelzellen reichlich eingefügt, und einige solche finden sich auch auf den umgeschlagenen Saumteilen. Der vordere Rand der Vorspelze ist fast zweispaltig, überall gewimpert.

Ganz ähnlich ist *A. sempervirens,* die Nerven erreichen die Ränder etwa in der Mitte, eine Furche fehlt, fast die ganze freie Fläche ist stachelhöckerig, die Umschlagstelle aber, bevor die Nerven sie erreichen, glatt. Auch ist der vordere Rand nicht gekerbt und nur schwach gewimpert.

In *Avena desertorum* und *sempervirens* können wir besser als in *A. pratensis* Typen erblicken, welche *A. pubescens* morphologisch mit *Euavena* verbinden.

Soviel geht jedenfalls aus dieser Untersuchung hervor, daß *Avenastrum* keine Sippe von systematischem Werte ist, sondern ein nur negativ zu definierender Begriff, ungefähr so wie *Kryptogamen,* im Tierreiche *Evertebraten* u. dergl. — *Avenastrum* bezeichnet diejenigen *Avena*arten, welche nicht zu *Euavena* gehören. Systematisch bilden die eben untersuchten Arten mehrere Sippen, deren jede mit *Euavena* gleichwertig ist. Ja *Euavena* schließt sich sogar leichter an *A. desertorum* und *bromoides* an, als diese an *A. pratensis* und seine Verwandten.

Die Sippe *Arrhenatherum* wird repräsentiert durch *Avena elatior*, das französische Raygras. Dieses hat in der Regel zweiblütige Ährchen, und zwar ist die untere Blüte männlich und lang begrannt, die obere zwitterig und schwachgrannig. Aber gar nicht selten findet man die Grannen beider Blüten ziemlich gleichmäßig entwickelt. Ferner gibt es Formen, bei denen auch die erste Blüte einen entwickelungsfähigen Fruchtknoten besitzt und endlich noch dreiblütige Ährchen. Die angeblichen Merkmale der Gattung *Arrhenatherum* sind also nicht einmal gute Artcharaktere.

Die Lodikel der *A. elatior* gleichen denen der *Pratensis*sippe, fallen durch ihre Größe selbst dem unbewaffneten Auge auf.

Die Granne zeigt nach Duval-Jouve (de l'arête Fig. 35 u. 36) den Typus, welcher *Avena* und *Panagrostis* gemeinsam ist.

Die Vorspelze der männlichen Blüte hat ihre Nerven an der Umschlagstelle, das Mittelfeld ist ziemlich zarthäutig, zeigt Lang- und Kurzzellen, die letzteren sind im mittleren Teile am zahlreichsten, rundlich und stachelhöckerig. Eine Furche oder ein Mittelstreif ist nicht differenziert. Die umgeschlagenen Randfelder sind nahezu rein langzellig. An der Zwitterblüte ist eine Längsfurche in der Vorspelze erkennbar, und die Nerven liegen im hinteren Ende nahe beieinander, treten erst gegen die Mitte in die Umschlagstellen. Aber die Kurzzellenbildung und Rauhigkeit erstreckt sich doch über die ganze Breite des Mittelfeldes, ist nicht durch einen glatten Mittelstreif unterbrochen.

Die Bildung der Vorspelze nähert sich also in der männlichen Blüte sehr dem *Euavena*typus und ist in der Zwitterblüte dem *Sempervirens-* und *Desertorum*typus ungefähr ebenso ähnlich wie dem *Pratensis*typus.

Wenn wir von *A. pubescens* mit ihrem glatten Mittelfelde ausgehen, kommen wir über *pratensis* mit in den Randpartien rauhem zu *elatior* mit in der ganzen Breite rauhem. An *elatior* würden sich bei alleiniger Berücksichtigung dieses Merkmals *sempervirens, desertorum* und *Euavena* anreihen lassen. Aber bei diesen letzteren zeigt die ursprünglichere Lodikelgestalt, daß man richtiger verfährt, sie unmittelbar von *A. pubescens* abzuleiten.

Arrhenatherum ist eine Sippe von gleichem systematischem Werte wie *Euavena* und wie diese aus dem mannigfaltigen *Avenastrum* herzuleiten. Die Hackelschen Gattungen *Avena* und *Arrhenatherum* sind also einander keineswegs gleichwertig. Vereinigt man aber diese beiden, so erhält man eine wenigstens in Mitteleuropa gut umschreibbare und begrenzbare Sippe, diejenige, welche in Aschersons Synopsis den Gattungsnamen *Avena* trägt.

Wer *Gaudinia* oder *Avena fragilis* zur Fruchtzeit untersucht, kann leicht zu der Meinung kommen, trotz der an Wiesenhafer mahnenden Spelzen und Grannen ein ganz besonderes Gewächs vor sich zu haben. Die Achse zerbricht, jedes Ährchen bleibt auf einem Stengelstücke sitzen, Ährchenstiele gibt es nicht. Die Frucht trägt einen langen „Griffel", der in ein rauhes Köpfchen ausläuft, ein ganz sonderbares Gebilde. Die Vorspelze hat zwei

schwache Nerven, ist sonst dünnhäutig, farblos und langzellig, vorn ist sie tief ausgerandet und gewimpert wie bei *Av. desertorum*. Die Lodikel sind ungefähr so lang wie der Fruchtknoten, bis zur Mitte ungleich zweispaltig, der vordere Abschnitt meist breiter, aufrecht, stumpflich, der hintere schmäler, mehr oder weniger abstehend und spitz.

Nun wissen wir aber, daß Gräser mit zerbrechlichen Blütenstandsachsen sehr nahe verwandt sein können mit solchen, deren Stengel zäh bleiben; ich brauche nur an Spelz und Weizen zu erinnern.

Der Fruchtknoten von *Gaudinia* sieht in der Blüte nicht viel anders aus als der von *Avena bromoides*: unten kahl, oben dicker und mit aus abstehendem Grunde aufgerichteten Haaren. *Gaudinia* zeigt unterhalb dieses Haarschopfes eine meist deutliche Einschnürung. Später wächst der behaarte Teil gar nicht, der untere mit dem Samen wächst in die Länge und Dicke, das Zwischenstück nur in die Länge, aber nicht in die Dicke. So kommt die eigentümliche Frucht zustande. Einen Ansatz zu solcher Bildung, eine Einschnürung von sichtbarer Länge zwischen dem behaarten oberen und dem samentragenden unteren Fruchtknotenteile habe ich auch einmal zufällig bei *Avena bromoides* getroffen. Der Querschnitt der Granne ist nach Duval-Jouves Abbildung (de l'arête Fig. 37) ganz wie der von *Avena bromoides*. *Gaudinia* ist also den vorhin vereinigten Sippen *Avena* und *Arrhenatherum* noch anzuschließen.

Die natürliche Gliederung der *Avena*sippe, soweit sie hier behandelt wurde, ist dann diese:

1. *Avena pubescens*;
2a. *Sertavena*, d. i. *Av. desertorum* und *sempervirens*;
2b. *Euavena*;
3a. *Pratavena*, d. i. *A. bromoides, versicolor, pratensis, planiculmis*;
3b. *Arrhenatherum*;
3c. *Gaudinia*.

13. Trisetum, Ventenata und Koeleria.

Bei *Trisetum* ist zunächst nachzusehen, wie die Granne gebaut sei, weil Duval-Jouve über diese Sippe nicht berichtet hat. *Avena flavescens* hat um das Gefäßbündel sechs bis acht große, sehr dickwandige Zellen, deren kleine Lumina exzentrisch, dem Gefäßbündel nahe, liegen. An diese Zellen schließen sich bauch- und rückenwärts einige dickwandige Epidermiszellen unmittelbar an, während rechts und links grünes Gewebe, gegen die Rückenseite stärker als gegen die Bauchseite entwickelt, folgt. Das Ganze gleicht der *Calamagrostis arundinacea* und dem Duval-Jouveschen Bilde (de l'arête Fig. 36) von *Avena elatior*.

Die Vorspelze desselben Grases (*Avena flavescens*) ist, von den Nerven abgesehen, ganz zarthäutig, in dem breiten Mittelfelde rein langzellig, außerhalb der Nerven mit stachelhöckerigen

Kurzzellen zwischen den auch hier vorwiegenden Langzellen. Vorn ist die Spelze wimperrandig, im Mittelfelde zweilappig.

Bei *Avena subspicata* und *condensata* (*Tris. aureum*) finden wir das gleiche Bild, während bei *A. distichophylla* auch die Außenfelder rein langzellig sind, und das Mittelfeld an der wenig ausgebuchteten Spitze wimperlos erscheint. Von den echten *Avenen* ist mithin *Avena pubescens* allein dieser Sippe recht ähnlich, viel größer ist die Übereinstimmung von *Trisetum* mit *Calamagrostis arundinacea*. Mit dieser und ihrer Sippschaft hat *Trisetum* auch den kahlen Fruchtknoten gemein.

Die Lodikel sind bei *Av. flavescens* ungefähr so lang wie der Fruchtknoten, gegen oben etwas verbreitert und mehr oder weniger deutlich dreilappig. Der Mittellappen ist aufrecht, setzt die Hauptrichtung der ganzen Lodikel fort. Ein meist verlängerter Lappen wendet sich lateralwärts und nach hinten um den Fruchtknoten, er ist mit dem Zahne der *Avenapratensis*sippe vergleichbar. Der dritte, meist kürzeste Lappen ist medianwärts gegen die Nachbarlodikel gerichtet. Bei *A. distichophylla* und *subspicata* ist dieser mediane Lappen meist nur in Form eines Absatzes im Rande erkennbar, der laterale dagegen länger und schmäler, so daß die Lodikel dieser beiden Arten denen von *Gaudinia* nicht unähnlich werden.

Ventenata wird repräsentiert durch *Avena dubia* oder *tenuis*. Sie hat wie *A. elatior* meist zweiblütige Ährchen, aber während bei dieser Art die untere Deckspelze die stärkere Granne trägt, ist es bei jener die obere. Dem Fruchtknoten fehlen die für *Avena* charakteristischen Haare.

Die Granne zeigt nach Duval-Jouve (de l'arête Fig. 34) denselben Bau wie die der *Avena bromoides*.

Die Vorspelze hat neben den Nerven grüne Streifen mit Spaltöffnungen, auf den Nerven von der Spitze bis fast zum Grunde vorwärtsgerichtete Wimpern, wie sie die *Avena*spelzennerven immer dann zeigen, wenn sie an der Umschlagstelle liegen. Bei *A. dubia* ist aber ein Teil der äußeren Spelzenfelder bei der Rückenansicht neben den gewimperten Nerven sichtbar. Zwischen den Nerven zeigt sich namentlich an den begrannten Blüten eine deutliche Furche. Aber während bei echter *Avena* in solchen Furchen die Kurzzellen fehlen oder doch seltener zu sein pflegen, sind sie bei *A. dubia* gerade hier zahlreich. Der vordere Teil des Mittelfeldes sowie die ganzen Seitenfelder der Spelze sind langzellig.

Die Kurzzellen im hinteren Teile des Mittelfeldes sind nicht stachelhöckerig, sondern glatt, ein Fall, der uns schon bei *Avena* (*Euavena*) *brevis* begegnete. Aber bei dieser letzteren war das ganze Zellnetz dickwandig, die Kurzzellen fielen nicht in die Augen. Bei *A. dubia* dagegen sind die Langzellen dünnwandig, und die im Umrisse runden kurzen zeigen eigentümliche Punkte, so wie sich kleine Papillen oder Wärzchen zu zeigen pflegen. Indessen ist die freie Wand dieser Zellen mamillenähnlich gewölbt, trägt auf der Mitte ein winziges Wärzchen, ist sonst ganz glatt, und die dunklen

Punkte liegen im Inneren. Die Stachelzellen der Nerven zeigen nicht den glatten inneren Kontur, wie wir ihn bei den meisten Gräsern an solchen Zellen sehen, sondern ein ins Lumen vorspringendes Maschenwerk und eben jene lichtbrechenden Punkte. Aus Grobs Arbeit über die Epidermis ist zu entnehmen, daß diese Kurzzellen bei *Avena dubia* verkieselt sind, die Punkte sind Bläschen in der Kieselsäure. Also bei *Avena brevis* dickwandige, nicht sichtbar verkieselte, bei *A. dubia* dünnwandige verkieselte Kurzzellen.

Die Lodikel der *A. dubia* sind zweispaltig. Man kann sie vom *Avenapratensis*typus ableiten durch Verkürzung der Hauptspitze und Verbreiterung des Zahnes. Man kann auch die Kahlheit des Fruchtknotens sehr einfach durch Verlust der für echte *Avena* typischen Haare erklären. Aber auffällig bleibt die starke Kurzzellenentwickelung in der Furche der Vorspelze und die Verkieselung dieser Zellen.

Reichenbachs *Lophochloa phleoides* wird von Hackel zu *Koeleria* gerechnet, hat früher lange unter *Festuca* gestanden, gelegentlich auch unter *Bromus* und *Trisetum*. Bestimmen kann man dieses Gras weder mit Hilfe der „Natürlichen Pflanzenfamilien" noch mit Aschersons Synopsis; Hackel hat übersehen, daß die Deckspelzen fünf Nerven haben, Ascherson, daß die Ährchenachsen behaart sind.

Die Lodikel sind über dem dicken Grunde etwas zusammengezogen, oben wieder breiter und schwach zweilappig, denen von *Trisetum* (*Avena flavescens*) ähnlich. Dieses Merkmales wegen habe ich *Lophochloa* in meiner Exkursionsflora nicht zu *Gramen*, sondern mit *Koeleria* durch *Trisetum* zu *Avena* gebracht. Reichenbach stellt die Gattung neben *Bromus*. Die bedeutende Ungleichheit der Hüllspelzen, die über der Abgangsstelle der Granne zweigespaltenen Deckspelzen, die Behaarung der Blätter und Spelzen erinnern allerdings an diese Gattung, und der Blütenstand zeigt nicht den *Festuca*-, sondern den *Bromus*typus, d. h. seine Zweige stehen abwechselnd nach entgegengesetzter Richtung. Hier müssen also die Stärkekörner des Samens noch besonders nachgesehen werden. Sie sind zusammengesetzt wie bei *Festuca*!

Die Deckspelze ist am Grunde siebennervig, die beiden äußersten Nerven sind kurz, die fünf übrigen laufen, an jeder Seite von grünen Streifen begleitet, nach der Spitze zusammen. Hier hören die beiden äußersten auf, die drei übrigen treten nebst reichlichem grünen Parenchym in die Granne ein, welche also *Bromus*typ hat. (Duval-Jouve, de l'arête Fig. 21 u. 22.) Neben dem Grannengrunde ist beiderseits farbloses langzelliges Gewebe zu einer Spitze (Öhrchen) vorgezogen. Die Vorspelze ist durchweg farblos und bis auf die Nerven langzellig, das Mittelfeld vorn eingekerbt und gewimpert, die Außenfelder umgeschlagen und weit hinab gewimpert, die Nerven rauh. Die Lodikel sind doch im Vergleiche mit *Trisetum* kürzer und breiter, oben gestutzt, nur flach ausgebuchtet. Der Fruchtknoten ist kahl, der

Keim sitzt weit nach oben, die Narben entspringen weit voneinander.

Dieses Gras steht also mit Unrecht in meiner Exkursionsflora unter *Avena*; auch mit *Koeleria* hat es nichts zu tun.

Bei *Koeleria glauca* ist die Deckspelze dreinervig, neben den Nerven sind grüne Streifen. Im vorderen Drittel der Spelze hören die grünen Streifen und die seitlichen Nerven auf, der Mittelnerv bildet eine leichte Anschwellung, aus welcher er stark verdünnt heraustretend weiterläuft; aber noch etwas vor der Spitze hört er auf, nur zwei Reihen von Stachelhöckern setzen seine Richtung bis in diese fort.

Die Vorspelze ist zarthäutig, farblos, auf den Nerven sehr rauh, vorn im Mittelfelde deutlich eingekerbt und am ganzen vorderen Rande gewimpert. Die Außenfelder haben zwischen den Langzellen überall stachelhöckertragende Kurzzellen, das Mittelfeld nur in der vorderen Hälfte.

Die Lodikel sind am Grunde schmal und dünn, oben ungleich zweispaltig. Der nach außen (hinten) gerichtete Teil ist schmäler und spitz; der mediane (vordere) Teil ist der stärkere, nicht selten oben gestutzt oder zweilappig und nicht selten an der der Nachbarlodikel abgewandten Seite noch mit einem Zahn versehen, der gelegentlich dickwandig nach Art eines Borstenhaares erscheint.

Koeleria cristata hat ebensolche, nur schärfer zugespitzte Deckspelzen, deren Mittelnerv ganz ausläuft. An den Vorspelzen scheint die Rauhigkeit des Mittelfeldes noch mehr auf den vorderen Teil beschränkt zu sein. Die Lodikel sind zweispaltig mit wenig breiterem medianem, wenig schmälerem lateralem Abschnitt.

An *Koeleria villosa* und *hirsuta* lassen Reichenbachs Abbildungen dort, wo die eben beschriebenen Arten die Nervenanschwellung zeigen, noch einen deutlichen Grannenstumpf hervortreten. Noch deutlicher ist die rückenständige Granne bei einigen ausländischen Arten, wie die Bilder von *K. Litvinowi, argentea, novozelandica* und *Velenovskyi* in der Dominschen Monographie (Bibliotheca Botanica Heft 65) lehren. Eine anatomische Untersuchung dieser Grannen scheint noch nicht gemacht zu sein.

Sicher gehört *Koeleria* zu den Sippen mit rückenständiger Granne, mit denen sie auch die großen Hüllspelzen gemein hat, und ist von *Lophochloa* gesondert zu behandeln.

Die Reduktion der Granne sahen wir bereits an der oberen Blüte von *Arrhenatherum* und an der unteren von *Ventenata*. *Koeleria* schließt sich durch seine gespaltenen Lodikel an *Ventenata* und an *Trisetum*, namentlich *Avena subspicata* an, ebenso leicht freilich an *Gaudinia* und ohne erhebliche Schwierigkeit an *Pratavena*. Die dreinervigen Deckspelzen und kahlen Fruchtknoten weisen eher nach *Trisetum* und *Ventenata* als nach der eigentlichen *Avena*sippe. Ein Unterschied von *Trisetum* ist darin zu finden, daß auf der Vorspelze die Rauhigkeit nicht auf die Seitenfelder beschränkt bleibt, sondern im vorderen Teile auf das Mittelfeld übergeht. Bei *Ventenata* dagegen sind die Außenfelder glatt, und

die Kurzzellenentwickelung im Mittelfelde ist auf die hintere Hälfte beschränkt, die gerade bei *Koeleria* rein langzellig bleibt.

Zwischen *Koeleria* und *Trisetum* ist, abgesehen von der Verkümmerung der Granne, kein größerer Unterschied als zwischen *Avena pubescens* und *pratensis*, ja wir können getrost *Ventenata* hinzunehmen, ohne daß die aus dieser Vereinigung entstandene Sippe mehr Verschiedenheit in sich darböte, als es *Avena* tut. Die *Trisetum-Koeleria-Ventenata*sippe möge einstweilen *Trisetinum* heißen. Man kann ihre Artenzahl auf ungefähr 60 schätzen.

14. Aira mit Deschampsia und Weingaertneria.

Die Gattung *Aira* war darauf gegründet, daß die Ährchen je zwei Blüten enthielten und über diese hinaus keinen Fortsatz der Achse. Natürlich unterlag sie wie alle Gattungen der Zersplitterung, die grannenlosen Arten wurden endgültig abgeschieden. Unter den begrannten Tochtergattungen wird *Deschampsia* bei den neueren Systematikern dadurch charakterisiert, daß die Deckspelzen vorn gestutzt sind und drei bis fünf kurze Zähne zeigen. Dagegen sind unsere Spezialisten darüber nicht mehr einig, ob die Fortsetzung der Achse über das zweite Blütendeckblatt hinaus wirklich fehlt oder etwa doch vorkommt. (Vergl. die Gattungsdiagnosen bei Hackel in Natürl. Pflanzenfamilien und andererseits in Aschersons Synopsis.)

Die von Duval-Jouve abgebildeten Blattquerschnitte von *Aira latifolia* (Histotaxie Taf. 19, Fig. 6), *cespitosa* (Agrop. Hér. Taf. 16, Fig. 5) und *media* (Hist. Taf. 17, Fig. 3) haben manches Eigentümliche gemeinsam, wie auch das Bild der Granne von *A. flexuosa* (de l'arête Fig. 14) sich von allen Bildern der *Panagrostis*- und *Avena*sippe nebst *Lagurus* und *Ventenata* gleichmäßig abhebt.

Die beiden wichtigsten deutschen *Deschampsien, cespitosa* und *flexuosa,* verhalten sich wie folgt. Die Blätter haben bei *Aira cespitosa* sehr dicke grüne Rippen und schmale durchsichtige Furchen. In diesen letzteren liegt zwischen den Blasenzellen und der Rückenepidermis nur etwas farbloses Parenchym. Die Rippen haben nur schwache Bastbildung unter der beiderseitigen Epidermis, die Hauptmasse des Gewebes ist grünes Parenchym, in welchem (Duval-Jouve a. a. O.) in der Mitte ein stärkeres und gegen die Rückenseite (unten) zwei schwächere Gefäßbündel verlaufen. Bei *Aira flexuosa* sind die obersten, zur Blütezeit meist schon abgestorbenen Blätter verhältnismäßig flach und schmalrippig. In den Rippen liegt zwischen dem Gefäßbündel und der Epidermis nur Bast oder kollenchymatisches Gewebe. Die breiten Streifen zwischen den Rippen führen grünes Parenchym, darüber (an der Bauchseite) meist farblose Zellen, und die Epidermis der Oberseite ist großzellig. Erheblich anders sehen die zusammengefalteten Blätter vom Grunde der Halme aus. An ihnen ist die untere Epidermis großzellig, über ihr liegt in dem größten Teile der Blattrückenseite ohne Unterbrechung eine ganz dünne Bastschicht, auf diese folgt grünes Parenchym, dann in den hier nicht sehr

breiten Furchen die Epidermis der Bauchseite, in den dicken Rippen ein ganz von dem grünen Gewebe umgebenes Gefäßbündel, und schließlich über etwas Bast engzellige Epidermis. Dieses Bild ist dem sehr ähnlich, welches Duval-Jouve von *Aira media* gezeichnet hat, während die zuerst geschilderten flachen Blätter mehr den gewöhnlichen Typus des echten Grasblattes tragen. Übrigens sind Bilder ganz ähnlicher Blätter wie die dickrippigen Duval-Jouveschen *Aira*blätter von Domin (Bibliotheca Botanica, 14. Bd., Heft 65, Taf. I) für *Koeleria*, besonders *Koeleria albescens*, publiziert.

In den Ährchen von *Deschampsia* ist ein Achsenfortsatz über das Deckblatt der zweiten Blüte hinaus unverkennbar vorhanden, bei beiden Arten an den Seiten langhaarig, bei *A. cespitosa* an der Spitze kahl, bei *A. flexuosa* mit einem Doppelschüppchen, ähnlich winzigen Lodikeln, versehen. Nicht allzuselten hat *A. cespitosa* in ihren Ährchen noch eine dritte (kümmerhafte)Blüte. Die Deckspelzen beider Arten sind verschieden. Bei *A. flexuosa* hat sie fünf Nerven, der mittlere geht in die Granne über, die vier übrigen laufen über die Abgangshöhe der Granne vorwärts, enden jedoch schon in beträchtlichem Abstande hinter dem Vorderrande der Spelze. Dieser zeigt in der Verlängerung der vier Nerven ebensoviele nicht sehr ausgeprägte Vorsprünge. — Bei *A. cespitosa* sind nur drei Nerven vorhanden; der mittlere tritt ganz hinten aus der Spelze in die Granne über, und die beiden seitlichen enden in derselben Höhe, so daß der ganze vor dem Grannenabgang gelegene Spelzenteil (das morphologische Blatthäutchen) nervenlos bleibt. Er ist zarthäutig, die Zellen des vorderen Randes laufen in kurze wimperähnliche Spitzen aus.

Vergleichsweise bemerke ich, daß Nervatur und Vorderrand der Deckspelze bei *Avena pubescens* ebenso sind wie bei *Aira flexuosa*. Bei *Avena pratensis* laufen die vier seitlichen Nerven an Stärke sehr abnehmend bis in die Spitze der Spelze, bei *Gaudinia* enden sie in Höhe des Grannenursprungs, aber Streifen von stachelhöckerigen Kurzzellen bilden ihre Verlängerung bis zur Spitze. Bei *Avena brevis* laufen die vier seitlichen Nerven unbekümmert um den Abgang der Granne zur Spitze.

Arrhenatherum hat siebennervige Deckspelzen, die sechs seitlichen Nerven nähern sich in der Spitze.

Trisetum (*flavescens*) und *Ventenata* haben dreinervige Deckspelzen, die Seitennerven werden durch den Abgang der Granne nicht sichtbar beeinflußt, sie nähern sich und bilden bis zur Spitze die Ränder einer unter der Granne liegenden Furche.

Mit dem Merkmale der Gestalt der Deckspelze fällt also *Aira flexuosa* noch vollständig in die Variationsbreite von *Avena* (speziell auch *Avena* Hackel) hinein, während *A. cespitosa* stärker spezialisiert ist.

Die Granne der *A. flexuosa* zeigt nach Duval-Jouve rechts und links vom Gefäßbündel geschrumpftes farbloses Gewebe, darüber und darunter je eine Schicht dickwandiger Zellen, und um das Ganze eine Epidermis, deren Zellen da, wo sie an

den eben erwähnten dickwandigen liegen, außerordentlich dick und dickwandig sind, an den Seiten aber, wo sie das geschrumpfte Gewebe begrenzen, dünner erscheinen.

A. cespitosa zeigt das Gefäßbündel ihrer Granne von sechs (oder sieben) dickwandigen Zellen umringt, an diese schließen sich rückwärts außen jederseits noch zwei oder drei ebenfalls dickwandige Zellen an, und das Ganze umgibt eine aus dickwandigen, nach der freien Seite gewölbten Zellen bestehende Epidermis, die Stachelhöcker trägt. Die Granne erscheint also tief längsfurchig und an der Rückenseite etwas abgeplattet. Sie ist geradeso gebaut wie die von *Apera* (vergl. oben unter *Agrostis*) und läßt sich leicht von jeder *Panagrostis-*, *Avena-* oder *Trisetinum*granne ableiten, da sie diesen gegenüber nur das grüne Parenchym verloren hat. Viel eigentümlicher ist das Bild der *A. flexuosa.* Duval-Jouve betrachtet die Stränge geschrumpften Gewebes als rudimentäres Assimilationsparenchym, aber sehr auffällig ist, daß dieses Gewebe nicht durch eine Lage dickwandiger Zellen vom Gefäßbündel geschieden wird, und daß die Epidermiszellen so sehr viel dicker erscheinen als die inneren.

Die Vorspelze ist bei *A. cespitosa* zarthäutig, überall langzellig, seltener auf den Außenfeldern zerstreut kurzzellig und stachelhöckerig. Der vordere Rand ist überall wimperig gezähnt, im Mittelfelde tief eingekerbt.

Bei *A. flexuosa* aber ist das Mittelfeld der Vorspelze reich an Kieselkurzzellen, dem von *Ventenata* ähnlich, hinten glatt, vorn stachelhöckerig. Die Außenfelder sind langzellig. Der Vorderrand trägt Wimperzähne.

Die Lodikel sind bei *A. cespitosa* aus dickem Grunde lang zugespitzt wie bei *Avena pubescens*, *Euavena*, *Apera* und vielen *Panagrostis*arten, nur zuweilen haben sie am lateralen Rande einige derbe, stachelhöckerartige Zähnchen.

A. flexuosa hat an den spitzen Lodikeln einen langen lateralen Zahn wie die *Pratavena*sippe, doch sind die Lodikel nicht länger als der Fruchtknoten.

Die beschriebenen beiden Arten unterscheiden sich also erheblicher als manche von Spezialisten aufgestellten Gattungen. Palisot de Beauvois, der Gründer der Gattung *Deschampsia,* hat die beiden auch gar nicht zusammengebracht, nur *Aira cespitosa* kam in die Gattung, *flexuosa* blieb draußen. Betrachten wir also zunächst die echten *Deschampsien.*

Mit *Aira cespitosa* verschwägert ist die nordische *A. bottnica.* Bei dieser sind die Deckspelzen fünfnervig, die vier Seitennerven laufen erheblich über den Grannenabgang nach vorn, ihre Gefäßbündel enden ungefähr in der Mitte zwischen diesem und dem Vorderrande, Streifen von Stachelhöckern erstrecken sich in ihrer Fortsetzung bis in die Spitzen des Randes. Die Granne erscheint zwar manchmal etwas gebogen, ist aber nicht gegliedert, auch nicht gedreht. Sie ist auf der Rückenseite abgeflacht und glatt, im übrigen sehr rauh. Im Querschnitte sieht man das verhältnismäßig starke Gefäßbündel von acht dickwandigen Zellen um-

geben. Lateralwärts von diesen liegen an der Bauchseite noch einige (meist drei) libriforme Zellen, dann folgt nur noch die Epidermis, welche an der abgeflachten Bauchseite etwa acht Zellen breit ist, je zwei Zellen bilden laterale Ecken, und weitere acht den Bogen der Rückenseite. Also kein Unterschied von *Aira cespitosa*.

Auch die Vorspelze ist von der der *A. cespitosa* nicht verschieden. Die Lodikel gleichen ebenfalls denen dieser Art. Stachelzähne habe ich an letzteren nicht beobachtet, dagegen erscheint am lateralen Rande im unteren Drittel ein schwacher Vorsprung.

Eine der *Aira media* ähnliche *Deschampsie* von Madeira hat wie *bottnica* fünfnervige, vierspitzige Deckspelzen, in die Granne sieht man seitlich von dem Gefäßbündel grünes Parenchym eintreten. Die Vorspelze zeigt auf den Außenfeldern in der Nachbarschaft der Nerven einige stachelige Kurzzellen. An den Lodikeln, die in der Form denen von *A. cespitosa* gleichen, fand ich einmal einen starken Stachelhöcker nächst der Spitze.

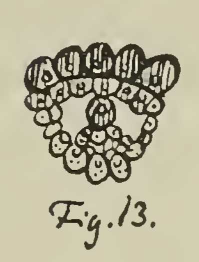
Diese *Deschampsien* unterscheiden sich von *Avena pubescens*, dem angenommenen Typus unserer *Avena*, also nur dadurch, daß der gedrehte hintere Teil der Granne („colonne" Duval-Jouve) unterdrückt ist, daß die Granne in der Regel keine Parenchymstreifen mehr erkennen läßt, und daß der Fruchtknoten kahl ist.

Deschampsia im engeren (ursprünglichen) Sinne ist also mit *Avena* sehr nahe verwandt.

Das Duvalsche Bild vom Grannenquerschnitt der *Aira flexuosa* erinnert durch das unmittelbar an das Gefäßbündel grenzende parenchymähnliche Gewebe an die Bilder von *Sieglingia* (*Danthonia*). Indessen kann zwischen *Aira* und *Sieglingia* nach allen sonstigen Merkmalen beider Sippen gar keine Verwandtschaft bestehen.

Ich habe nun *Aira discolor* untersucht, die als nächste Verwandte der *flexuosa* gilt. Ihre Deckspelzen haben jederseits zwei Nerven, welchen ebensoviele Spitzen am Vorderrande entsprechen; die lateralen sind stärker entwickelt als die der Granne benachbarten. Die Granne ist in ihrem vorderen Teile gerade so gebaut wie die von *Aira* (*Deschampsia*) *bottnica*. Der hintere, im trocknen Zustande schraubig gedrehte Teil ist so spröde, daß man schwer dünne Scheiben davon bekommt. Das Gefäßbündel liegt der Rückenseite (der schmalen Parallelseite des annähernd paralleltrapezoiden Querschnittes) ganz nahe, die Zellen seiner Scheide sind klein, aber dickwandig, grenzen rückenseits an die Epidermis, die hier aus gelben Röhren besteht. Die Epidermis der Bauchseite besteht aus braunroten Röhren, unter ihr liegen ebenso gefärbte dünnere Zellen, und ganz median stellen eine oder zwei derbe Zellen die Verbindung mit der Gefäßbündelscheide her, rechts und links von diesen Verbindungszellen erstreckt sich bis zur lateralen, dünn gelbröhrigen Epidermis farbloses Gewebe. Dieses Bild verbindet *Aira flexuosa* mit *Avena* und *Lasiagrostis*; die farblosen Stränge sind den bei jenen Sippen chlorophyllführenden homolog.

Die Vorspelze der *Aira discolor* ist zart, hat geradwandige Langzellen und in der ganzen hinteren Hälfte keine Kurzzellen, vorn aber in allen drei Feldern Stachelhöcker. In dieser Bildung verhält sich *A. discolor* zu *flexuosa* so wie *Koeleria* zu *Ventenata* und wie *Weingaertneria* zu *Aira caryophyllea.*



Querschnitt des hinteren Teiles der Granne von *Aira discolor.*

Die Lodikel sind aus dickem Grunde zugespitzt, ohne lateralen Zahn, aber nicht selten an der Spitze mit einer oder mehreren stachelhöckerigen Zähnen (dickwandigen Wimperzellen), wie solche bei den *Deschampsien* ziemlich häufig vorkommen.

Demnach ist *Aira discolor* unfraglich eine Art, deren Sippschaft von *Panagrostis, Avena* und *Trisetinum* nicht getrennt werden kann. Sie stellt gleichsam eine *Deschampsia* mit vollständiger Granne dar, und *Deschampsia* kann von ihr ebenso hergeleitet werden wie nach einer anderen Seite *Aira flexuosa.*

Corynephorus ist ein jüngeres Synonym von *Weingaertneria.* Diese Sippe soll sich nach Hackel von *Aira* dadurch unterscheiden, daß die Ährchenachse nicht mit der zweiten Blüte abschließt, sondern wie bei *Deschampsia* über sie hinaus verlängert ist.

Aber bei *Aira caryophyllea,* die Hackel als *Aira* anerkennt, ist oberhalb der zweiten Blüte, deren Vorspelze angedrückt, dennoch eine taube Achsenspitze wahrnehmbar, klein zwar nur, aber doch zwei bis drei Zellenstockwerke hoch. Wir könnten froh sein, wenn alle rudimentären Organe so gut zu sehen wären.

Eigentlich ist die alte *Aira canescens* zum Gattungstypus erhoben wegen der eigenartigen Bildung ihrer Granne. Duval-Jouve hat dieses Organ nach Bau und Entwickelung eingehend untersucht und gefunden, daß es nur eine spezialisierte *Aira*-granne ist.

Bei *Aira caryophyllea* ist die Deckspelze derb, am Grunde fünfnervig, der Mittelnerv geht in die Granne, die beiden nächsten gehen in die seitlichen Spitzen, die äußeren enden ziemlich früh. Die Vorspelze ist gleichfalls verhältnismäßig fest: Ihre Nerven liegen erheblich medianwärts von den Umschlagstellen, ähnlich wie bei *Avena pubescens* und auch bei *Aira flexuosa.* Das Zellnetz des Mittelfeldes besteht aus wellwandigen Langzellen, zwischen welchen in den medianen Reihen jedesmal verkieselnde runde Zellen eingeschoben sind, die auf der Mitte ein Wärzchen tragen. Die Außenfelder sind langzellig. Wir haben hier also einen ähnlichen Fall wie bei *Apera* und *Ventenata.* Gerade die Mitte der Vorspelze, welche bei *Avena* am längsten rein langzellig bleibt, ist hier allein mit Kurzzellen ausgestattet. Die Lodikel sind aus dickem Grunde zugespitzt und mit einem lateralen Zahn versehen, denen von *Aira flexuosa* ähnlich. Der Fruchtknoten ist oberhalb des Keimlings stark entwickelt, wie man solches am häufigsten in der Verwandtschaft um *Avena* trifft; Haare hat er nicht.

Die Granne der Deckspelze ist am Grunde gedreht, also im Gegensatze zu *Deschampsia* eine echte „arête" Duval-Jouves. Sie ist sehr spröde, querbrüchig sowohl wie spaltbar. Nach Duval-Jouves Bild liegen innerhalb der dickröhrigen Epidermis außer dem Gefäßbündel nur noch zwei bastartige Zellen, und zwar bauchwärts vom Bündel.

Die Stärkekörner sind abgerundet, die ganzen Körner erheblich kleiner als die Teilstücke eines Haferstärkekornes. Sie sind aus winzigen polyedrischen Teilen zusammengesetzt, in die sie leicht zerfallen.

Bei *Aira* (*Weingaertneria*) *canescens* ist die Vorspelze im allgemeinen von dünnerer Konsistenz, führt aber im vorderen Teile in der ganzen Breite Stachelhöcker. Der hintere Teil des Mittelfeldes zeigt ebensolche Kurzzellen wie bei *A. caryophyllea.*

Aira caryophyllea läßt sich leicht auf die Sippe der *Aira flexuosa* und *discolor* zurückführen, und da das gleiche mit *A. cespitosa* der Fall ist, so werden wir die Hackelschen Genera *Aira, Deschampsia* und *Corynephorus* zu einer Sippe zusammenziehen. Die hierher gehörigen Arten wird man gewöhnlich als *Aira* bezeichnen, denn zu diesem Genus gehörten sie alle bei Linné und noch manchen Späteren.

Beschluß zu II (§§ 8—14).

Wenn man es nicht vorzieht, alle in diesem Abschnitte behandelten Gräser und noch viele andere in ein und dieselbe Gattung zu stellen, dann muß man *Stipa* von *Macrochloa* und *Lasiagrostis* geschieden halten, desgleichen *Lophochloa* von *Koeleria.* Von *Stipa* und *Lophochloa* abgesehen, stimmen die besprochenen Sippen in folgenden Merkmalen überein: Stengel, Blätter und Stärkekörner von *Grament*ypus, ferner:

Hüllspelzen reichlich so lang wie die Deckspelzen, nicht mit dem Ährchen abfallend; Narben zwischen den Spelzen weit unten heraustretend; Deckspelze meist mit einer Granne, die ein Gefäßbündel nebst zwei Streifen grünen Parenchyms führt, meist rückenständig und oft im hinteren Teile gedreht ist; Vorspelze paarnervig; alle Haare einzellig.

Hierher gehören:

a) **Panagrostis**: *Lasiagrostis, Ammophila, Calamagrostis, Agrostis, Lagurus* (rund 250 Arten);
b) **Apera** (2 Arten);
c) **Aira**: *Lerchenfeldia* (*Flexuosa*sippe), *Aira* im engsten Sinne, *Weingaertneria, Deschampsia* (etwa 30 Arten);
d) **Trisetinum**: *Ventenata, Trisetum, Koeleria* (fast 70 Arten);
e) **Avena** einschl. *Arrhenatherum* und *Gaudinia* (etwa 60 Arten).

Zwischen *Aira* und *Trisetinum* sind die Unterschiede ganz gering. *Calamagrostis* wird als Seltenheit mit zweiblütigen Ährchen gefunden (Kuntz in den Beiheften zum Botanischen Centralblatt

XXIV, 2. Abt, 1. Heft 1908), und diese haben dann große Hüllspelzen. Dieses Vorkommen hebt den einzigen Unterschied auf, welchen man bisher als durchgreifend zwischen *Trisetinum* und *Aira* einerseits und *Panagrostis* andererseits ansah. *Avena* ist von den Nachbarsippen nur durch die Haare des Fruchtknotens verschieden. Ich will dahingestellt sein lassen, ob sich nicht möglicherweise doch noch trennende Merkmale ergeben werden; zweiblütige *Calamagrostis* habe ich nicht untersucht; die biologische Bedeutung der Haare am Hafer fruchtknoten scheint noch nicht ermittelt zu sein; *Apera* fügt sich trotz aller Ähnlichkeiten nirgends bequem ein. *Trisetinum* und *Aira* allerdings kann ich nicht in zwei Gattungen lassen. Einen gemeinsamen Namen für die ganze Sippe (a—e) brauche ich jedenfalls und wähle dafür *Graminastrum*.

III. Den besprochenen Eugramineen nahestehende kleine Sippen.

In den deutschen Floren aus der morphologischen Zeit stehen neben den von mir unter *Gramen* vereinigten rispentragenden Gattungen noch allgemein *Sclerochloa, Glyceria* und *Catabrosa*, neben *Lolium Lepturus*; in die *Avena*sippe sind *Melica* und *Holcus* eingereiht; und neben *Stipa* findet man *Milium*. Es entsteht die Frage, wie sich diese zu *Gramen, Graminastrum, Stipa* und event. *Lophochloa* nach der hier vorgetragenen Auffassung verhalten.

15. Milium und Gastridium.

Die reife Frucht von *Milium effusum* ist von den aalglatten Spelzen fest umschlossen. Zur Blütezeit aber sind Deck- und Vorspelze weich und dünn. Die Deckspelze hat fünf parallele hinter dem vorderen Rande endende Nerven. Die Vorspelze hat zwei feine, von grünen Streifen begleitete, wenig augenfällige Nerven, ist im übrigen langzellig. Schon früh beginnt die Verkieselung des Inhalts dieser dünn- und geradwandigen Zellen. Stachelhöcker stehen nur dort, wo die Nerven den Vorderrand erreichen. Die Lodikel sind denen von *Gramen* ähnlich, breit dreieckig mit lateralem Zahn. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt. Die Blätter sind vom Typus des echten Gras blattes, arm an Bast, reich an grünem Parenchym, dessen Lamellen aber unter der Bauchepidermis streckenweise recht locker stehen. Die Parenchymscheide der Gefäßbündel reicht an die bastartige Scheide heran. Der Siebröhrenteil ist durch eine Abzweigung dieser bastartigen Scheide vom übrigen Gefäßbündel getrennt.

Der Anschluß an *Stipa* könnte nur auf dem Wege über *Piptatherum-Oryzopsis* gedacht werden, eine Sippschaft, deren näheres Studium vielleicht einmal die Scheidewände zu Fall bringt, die wir zwischen *Stipa* und *Panagrostis* mühsam aufgerichtet haben. Aber die *Piptatheren* haben viele Kurzzellen in ihren Vorspelzen, bei *P. paradoxum* besteht das Mittelfeld aus lauter solchen, und

unser *Milium* hat deren gar keine. So bleibt denn dieses für uns der Typus eines besonderen Genus der *Eugramineae.*

Hier sei *Gastridium lendigerum* erwähnt, welches einst ebenso wie *Milium* für eine wilde Hirseart gegolten hat (*Panicum serotinum, arvense, spicâ pyramidatâ* Tournefort, Instit. rei. herb.), jetzt aber (Hackel, Baillon) bei *Agrostis* untergebracht wird. Seine hohlen Stengel mit Paaren schmaler grüner Streifen sind ähnlich gebaut wie die von *Festuca ovina.* Die Blätter sind echte Grasblätter; die Parenchymscheide der starken Gefäßbündel ist manchmal von der bastähnlichen Scheide durch eine Lage farbloser Zellen getrennt. Die langen einnervigen Hüllspelzen sind in ihrer hinteren Hälfte fast farblos, aber vorn grün. Dafür sind Deck- und Vorspelze, die von den farblosen Teilen der Hüllspelzen umschlossen werden, grün. Die Deckspelze hat fünf parallele Nerven, vier Spitzen und eine rückenständige, undeutlich gekniete, leicht abfallende Granne oder fünf Spitzen. Die Granne ist, soweit ich ohne Anfertigung von Querschnitten sehen kann, ungefähr gebaut wie die von *Calamagrostis* und *Agrostis,* jedenfalls einnervig. Die Deckspelze ist von stachelhöckerigen Kieselkurzzellen rauh, die Vorspelze rein langzellig, abgesehen von einigen kümmerhaften Spaltöffnungen. Die Früchte sind im Querdurchmesser am breitesten. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt. An meinem Material ist nicht zu unterscheiden, ob die Narben seitlich oder oben austreten, ihre Papillen sind sehr lang. Bis ein sicherer Anschluß gefunden ist, wird man gut tun, *Gastridium* nahe bei *Alopecurus* und *Mibora* zu stellen.

16. Holcus und Polypogon.

Unsere *Holcus*arten sind *Eugramineae.* Duval-Jouve (Histotaxie S. 337—340, 352 ff.) beschreibt den Bau der Blätter von *H. lanatus.* Die Stärkekörner derselben Art sind rundlich bis länglich und aus sehr kleinen Teilen zusammengesetzt. Die Vorspelze ist zarthäutig, glatt, langzellig, längs der beiden Nerven und am vorderen dreilappigen Rande gewimpert. Die Lodikel der Zwitterblüten sind länger als der Fruchtknoten, von der Basis abgesehen dünnhäutig, zugespitzt. Die Granne unserer beiden Arten hat nach Duval-Jouve (de l'arête) ein zentrales Gefäßbündel, der Zwischenraum zwischen diesem und der Epidermis ist durch bastähnliche Zellen ausgefüllt; auch die Epidermiszellen sind dickwandig, aber ihre freien Wände springen nicht erheblich vor, so daß die Granne ziemlich stielrundlich ist, nicht so furchig wie bei *Apera* und *Aira.* Duval-Jouve weist darauf hin, daß im Baue der Granne mehr Ähnlichkeit zwischen *Alopecurus* und *Holcus* besteht, als zwischen diesem und *Avena.*

Von der *Avena*sippe unterscheidet *Holcus* sich biologisch dadurch, daß in den regelmäßig zweiblütigen Ährchen die erste Blüte zwitterig und fruchtbar, die obere männlich ist, und daß die Ährchen mit ihren Hüllspelzen abfallen. Durch dieses letztere Verhalten erinnert *Holcus* an *Polypogon.* Aber die Aussäeinrichtung

beider ist doch verschieden. *Holcus lanatus* hängt die Granne der männlichen Blüte wie einen Angelhaken aus, packt der ein Tierfell oder ein Hosenbein, so bleibt das Ährchen hängen. Wird das Fell gescheuert, oder die Hose ausgebürstet, dann springt die Frucht in ihrer glatten Deckspelze flohartig weg. Erreicht sie dabei einen guten Platz, kann sie keimen, meistens wird das nicht der Fall sein, denn in dem Spiele der Keime im Kampfe ums Dasein sind die Gewinne noch viel seltener als in irgend einer Lotterie. Auch bei *H. mollis* scheint die Granne der männlichen Blüte das eigentliche Haftorgan zu sein.

Wenn *Holcus* die männliche Blüte und die Lodikel verlöre, müßte er, um *Polypogon* zu werden, erst noch in der Anpassung der Hüllspelzen Fortschritte machen.

Die hier mehrmals erwähnte Gattung *Polypogon* hält sich in den Floren gern in der Nähe von *Sporobolus* auf, dem sie äußerlich in manchen Fällen ähnlich erscheint. Duval-Jouve (Histotaxie S. 352) weist indessen nach, daß *P. monspeliensis, maritimus* und *litoralis* gleichmäßig grünes Blattparenchym haben. Auch die Stengel, die Blatthäutchen, die Gelenke und die Früchte verhalten sich bei beiden Sippen ganz verschieden. Die Stärkekörner sind bei *P. elongatus* (aus der Hamburger Ruderalflora) rundlich und zusammengesetzt wie bei *Lagurus*. Die Vorspelze dieser Art ist zart, nervenlos und glatt, ungefähr wie bei *Agrostis vulgaris*. Auch bei *P. monspeliensis* und *maritimus* besteht dieses Organ nur aus einem zarten Häutchen. Lodikel habe ich nicht gesehen.

Die behaarten und begrannten Hüllspelzen verleihen *Polypogon* etwas Ähnlichkeit mit *Lagurus*. Aber biologisch verhalten sich beide verschieden. Soweit ich nach getrocknetem Material urteilen kann, wird bei *Lagurus* zur Zeit der Fruchtreife der Halm oben dünn und brüchig, so daß der Fruchtstand abgestoßen werden kann. Die Federhaare der Hüllspelzen vergrößern sein Volumen und verringern dementsprechend sein spezifisches Gewicht. Er kann also vom Winde über das Feld getrieben werden; und wo die Deckspelzengrannen haften, bleiben jedesmal Früchte hängen. Denn die Frucht löst sich mit Deck- und Vorspelze über den Hüllspelzen ab. Bei *Polypogon* aber sind die Halme stärker, die Hüllspelzengrannen haften an vorüberstreifenden Tieren, und es lösen sich die Fruchtstiele unterhalb dieser Hüllspelzen aus den Fruchtständen ab. Demnach kann ich *Polypogon* nicht in eines der bisher besprochenen Genera einreihen.

17. Melica.

Melica zeigt nach Duval-Jouve in den Blättern gleichmäßiges Assimilationsgewebe, die Stärkekörner ihrer Samen sind zusammengesetzt, die Körnchen teilweise von ansehnlicher Größe. Die ineinandergeschachtelten tauben Spelzen, welche über den Blüten in den Ährchen stehen, schließen Luftblasen ein und setzen das spezifische Gewicht der Ährchen herunter. Sie können die

Verbreitung der Früchte begünstigen, wenn sie mit diesen im Zusammenhange bleiben. Dasselbe leisten die Deckspelzenhaare der *Melica ciliata,* welche erst nach der Blüte auswachsen. Bei *M. uniflora* bleiben oft die Hüllspelzen an den Stielen zurück, während sie bei *M. ciliata, nebrodensis* und *nutans* mit den Ährchen zusammen abfallen. Beim weiteren Zerfall der Ährchen scheint in der Regel das Spelzenknäuel noch lange mit der zunächst unter ihm stehenden Blüte in Verbindung zu bleiben. Es gibt aber in Amerika eine *Melica ciliata,* deren Ährchen vier durch ziemlich lange Internodien getrennte Blüten und eine leere, aufgeblasene Spelze tragen. Die Deckspelzen sind neunnervig und tragen eine platte, nicht gedrehte Granne. In diesem Falle kann die taube Spelze nicht als Flugapparat funktionieren, sie ist im Verhältnis viel zu klein, und anscheinend brechen die Ährchen auch in gewöhnlicher Weise auseinander. In den geschlossenen Blattscheiden und im Zellnetz der Spelzen, sowie in dem Hauptmerkmal, den niedrigen, verwachsenen, wie ein Stehkragen um den Grund der Staubfäden und des Fruchtknotens liegenden Lodikeln stimmt diese amerikanische Art mit anderen *Meliken* überein. Den Querschnitt der Granne habe ich nicht untersucht. Die Lodikel trennen *Melica* sicher genug von *Graminastrum,* welcher Sippe sie sonst nahestehen dürfte.

18. Lepturus.

Lepturus sieht ganz aus, als müßte er zu *Frumentum* gehören. Jedoch sind nach Hackel (Nat. Pflanzenfamilien a. a. O. S. 78) seine Stärkekörner zusammengesetzt. Ausnahmsweise habe ich diese Angabe nachgeprüft. Eigentlich soll unsere Wissenschaft ja „voraussetzungslos“ sein, aber wenn ein jeder die Angaben seiner Vorarbeiter durch eigene Untersuchung bestätigen wollte, kämen wir einfach nicht vorwärts; tatsächlich sind wir Systematiker und Geographen darauf angewiesen, mancherlei unbesehen zusammenzulesen und zusammenzuschreiben. Deshalb kann ich auch bei dieser Arbeit nicht umhin, die Angaben von Duval-Jouve, Hackel u. a. so lange für richtig zu halten, bis Ursache zum Zweifel gegeben ist. In vorliegendem Falle kommt zu der ganz auffälligen habituellen Ähnlichkeit zwischen *Lepturus* und *Aegilops* (vergl. auch Röper, Z. Fl. Mecklenburgs, 2. Teil 1894, S. 288) noch der Umstand, daß Hackel ganz allgemein zugibt (a. a. O. S. 16), seine Diagnosen erlitten überall Ausnahmen. — Nun unser *Lepturus* hat in der Tat zusammengesetzte Stärkekörner. Das Blatt ist auf der Rückenseite eben, auf der Bauchseite stark gerippt, in den Furchen mit Blasenzellen. Die Gefäßbündel haben eine stark ausgeprägte, bastähnliche Scheide (im Querschnitt „halbmondförmige“ Zellen), an welche sich nach der Epidermis zu meist Kollenchym oder Bast, nach den Seiten grünes Parenchym anschließt.

Die Hüllspelzen sind sehr groß. Die dünne Deckspelze hat einen Mittelnerv und zwei schwache Seitennerven. Der erstere endet in der Endblüte des Halmes hinter einer Spitze, in den

übrigen in einer Kerbe. Die Vorspelze ist auch dünn, hinten rein langzellig, vorn in ihrer ganzen Breite von Stachelhöckern rauh, die teilweise rückwärts gerichtet sind. Die Lodikel sind dreieckig, am lateralen Rande mit Spuren von Zähnen, in der Endblüte kräftig und länger als der Fruchtknoten. Dieser letztere ist oben, über dem Keime, dicker als unten, die Frucht trägt dementsprechend eine Kappe welken Gewebes. Die Narben sind in allen Blüten aufrecht, sie sind nur einfach und kurz gefiedert.

Die großen Hüllspelzen, die langen zugespitzten Lodikel und der kurze oben dickere Fruchtknoten weisen unserem *Lepturus* einen Platz unmittelbar neben *Graminastrum* an, wenn man nicht vorzieht, ihn gleich in diese Sippe einzurangieren.

Röper macht übrigens a. a. O. darauf aufmerksam, daß unser *Lepturus incurvatus* nicht in die von R. Brown begründete australische Gattung *Lepturus* gehört. Richtiger hieße er *Ophiurus*.

19. Sclerochloa.

Sclerochloa dura sieht chlorideenartig aus. Ihre dünnen Blätter sind im Querschnitte denen von *Poa annua* (Duval-Jouve, Histotaxie Taf. 18, Fig. 4) ähnlich. Die größeren Stärkekörner sind abgerundet, aus winzigen polyedrischen Stücken zusammengesetzt, daneben kommen einfache vor. Die Vorspelze zeigt im Mittelfelde nur Langzellen, deren Wände ziemlich derb und wellig sind. An den Nerven liegen zwischen den Langzellen Kurzzellpaare, über den Nerven selbst sind stachelhöckerige Kurzzellreihen.

Der auffallende Unterschied von *Gramen* liegt darin, daß die Ährchen nicht auseinanderfallen. Dies dürfte ein junges Anpassungsmerkmal sein. Von der nach der Blüte eintretenden Verdickung abgesehen, unterscheidet sich die siebennervige, vorn trockenhäutige Deckspelze nicht erheblich von denen mancher *Gramen*arten.

Die Lodikel, in deren Form ich früher einen durchgreifenden Unterschied zwischen *Sclerochloa* und *Gramen* sah, sind breit, nicht selten gestutzt oder seicht zweilappig. Es kommen aber mehrlappige, bis fünflappige vor, die dann stark an *Catabrosa* erinnern. Öfter sind sie deutlich zweilappig; und dann ist manchmal der mediane Abschnitt stärker und höher, der laterale mehr oder weniger abstehend. Es kommen auch spitze Lappen vor. Es dürfte nicht schwer sein, beim Durchsuchen einer größeren Anzahl von Blüten einerseits bei *Sclerochloa* und andererseits bei *Poa* oder *Dactylis* Lodikel zu finden, die einander gleichen. Die Früchte von *Sclerochloa* sind im Querschnitte herzförmig, der Ausschnitt entspricht der Furche an der Vorspelzenseite. Die Frucht läuft in einen kurzen Schnabel aus, der die Narbenreste auf der Spitze trägt und zuletzt welk ist. Der Fruchtknoten aber trägt die sitzenden Narben auf gewölbter Fläche. Der Schnabel ist wahrscheinlich eine ähnliche Bildung wie der Pseudogriffel bei *Gaudinia* (s. oben § 12).

Alles in allem läßt sich *Sclerochloa* nur mühsam generell von *Gramen* geschieden halten.

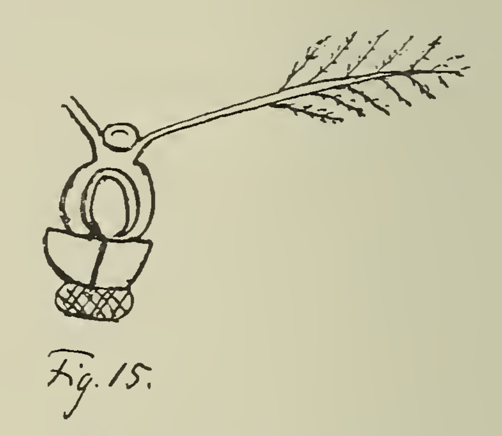
20. Glyceria, Catabrosa und Phippsia.

Die Blätter von *Glyceria spectabilis* und *fluitans* sind zufolge Duval-Jouve ausgezeichnet durch weite Luftgänge im Parenchym, im übrigen gehören sie dem *Gramen*typus zu. Grob bildet aus der Blattepidermis von *Glyceria fluitans* lange Zellen ab, die an einem Ende eine Papille tragen (a. a. O. S. 82 u. 94, sowie Taf. 8, Fig. 29). Sie sollen Stachelhöcker vertreten. Mir sind solche auf *Glyceria*spelzen nicht begegnet, wohl aber bei *Catabrosa*. Grob bildet sie (oder doch ähnliche, Taf. 8, Fig. 35) auch von *Festuca* (*Atropis*) *thalassica* ab. Also hängt ihr Auftreten vielleicht mit dem Standort im Wasser zusammen. *Glyceria spectabilis, remota* und *fluitans* unterscheiden sich von allen unter *Gramen* und *Graminastrum* vereinigten Sippen auffallend durch ihre Lodikel. Diese sind ganz kurz, so daß sie kaum die Basis des eigentlichen Fruchtknotens erreichen, sondern nur den Gynophor umfassen. Sie sind dabei recht dick und derb, der Form nach rechteckig oder fast quadratisch bis gestutzt-verkehrteiförmig. Vorn stoßen sie aneinander.

Das in den Natürlichen Pflanzenfamilien reproduzierte Neessche Bild der *Gl. fluitans* zeigt auf der Frucht zwei getrennte Griffel. Ich finde die Griffelreste an den Seiten eines kurzen Fortsatzes. Bei *Glyceria spectabilis* ragt an unreif getrockneten Früchten sogar ein Stumpf über die Griffelbasen hinaus. Zur Blütezeit sieht man bei *Gl. spectabilis* und *remota* auf dem Scheitel des Fruchtknotens einen Wall oder eine ringförmige Falte, von deren Seitenrändern die bandförmig platten Griffel entspringen.



Frucht von *Glyceria fluitans*.



Lodikel und Fruchtknoten von *Glyceria remota*.

Die Stärkekörner sind aus polyedrischen Teilen zusammengesetzt, im ganzen rundlich oder schwach polyedrisch, leichter zerfallend als bei *Festuca* und *Lolium*. Die Vorspelze führt im Mittelfelde zwischen dünnwandigen Langzellen runde Kieselzellen wie *Lolium perenne, Poa* usw. Auf den Außenfeldern kommen Stachelhöcker vor, und die Ränder sind bis weit nach hinten stachelzähnig. Die Kiele sind wenig rauh, von breiten grünen Streifen begleitet. Die Deckspelzen sind siebennervig, ihre Nerven nahezu parallel und in der Regel nicht bis zum vorderen Rande reichend.

Catabrosa aquatica hat meist zwei Blüten in jedem Ährchen, die erste sitzt unmittelbar über der zweiten Hüllspelze, die zweite

ist durch ein deutliches Internodium gehoben, und über ihr Deckblatt hinaus ist kein Achsenfortsatz wahrnehmbar. Nicht selten sind die Ährchen einblütig. Dann ist zwischen Hüllspelzen und Deckspelze ein deutliches Internodium entwickelt. Es hat also den Anschein, als wenn hier die untere Blüte ausgefallen sei. Die einzige oder die obere Blüte fällt durch ihre pseudoterminale Stellung sehr auf, und mit dieser Stellung hängt es zusammen, daß die Spelzen einander ähnlicher werden. Beide sind vorn und an den Seiten durchscheinend dünnhäutig, vorn in der Mitte eingekerbt, und die Seitenränder sind nach der Blüte zu eingeschlagen. Neben den Umschlagstellen liegen starke, von grünen Streifen eingefaßte Nerven — es sieht fast aus, als hätten wir zwei Vorspelzen. Aber die Deckspelze hat außer den beiden seitlichen Nerven noch einen annähernd ebenso starken in der Mitte, so daß sie zwei von außen gesehen konkave Streifen bildet, die Vorspelze aber nur einen. Die Deckspelze führt zwischen ihren Langzellen runde Kieselkurzzellen, die Vorspelze nur einzelne quadratische oder trapezoide, nicht besonders differenzierte Kurzzellen. Stachelhöcker haben auch die Nerven nicht, sie sind durch stumpfe Papillen vertreten. Manchmal hat die Deckspelze außer den beschriebenen drei Nerven keine Spur von weiteren, andremal sind zwei Zwischennerven ganz deutlich. Die Lodikel sind immer zart, am Grunde schwellend wie bei den meisten *Eugramineen*, darüber manchmal mit einfach dreieckiger Spitze, andremal eiförmig und gerundet, öfter ist der obere Teil breit, erstreckt sich weit um den unteren Teil des Fruchtknotens und zerfällt in zwei bis fünf Lappen, wieder in anderen Fällen sind solche Lappen nur lateral entwickelt, während die medianen Teile der Lodikel gestutzt und in der Vorderansicht solchen von *Glyceria* oder *Melica* ähnlich werden. Die Narben teilen sich gleich über dem Fruchtknoten (Griffel fehlen) und bleiben aufrecht, so daß nur die Staubbeutel seitlich zwischen den Spelzen heraushängen (wie es auch Reichenbach, Icon. Fl. Germ. I., 374 abbildet). Ihre Papillen sind meist gegabelt. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt. Der Blattquerschnitt ist dem Duval-Jouveschen Bilde von *Glyceria fluitans* (Agropyr. de l'Hérault., Fig. 14) recht ähnlich: Alle Zellen verhältnismäßig dünnwandig und weit, Bast nur angedeutet, im Mesophyll viele Lufträume. Zusammenhängende Lagen grünen Parenchyms liegen an der Epidermis und an den Gefäßbündeln. Die den Gefäßbündelscheiden anliegenden Parenchymzellen sind wohl etwas starkwandiger als die übrigen, aber sonst nicht erkennbar differenziert.

Die eigentümlichsten Merkmale unserer *Catabrosa* sind die pseudoterminalen Blüten und aufrechten Narben mit gabelförmigen Papillen. Ich möchte die untere Blüte der zweiblütigen Ährchen, die intermediären Nerven der Deckspelzen und die oberen zarthäutigen Teile der Lodikel als „rudimentäre Organe" auffassen. Demnach wäre systematischer Anschluß für unsere Sippe gerade da zu suchen, wo die Ährchen noch mehrblütig, die Deckspelzen mehrnervig und die Lodikel groß sind. Jedenfalls kann ich weder

Catabrosa von *Glyceria* noch *Glyceria* von *Catabrosa* ableiten, wohl aber mögen beide gleicher Herkunft sein.

Von den Gattungen, die in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" neben *Catabrosa* stehen, habe ich bisher nur *Koeleria* besprochen. Weder diese Sippe noch die davon abgeschiedene *Lophochloa* kann ich mit *Catabrosa* in nähere Beziehung bringen, als daß sie alle *Eugramineae* sind. Außer *Koeleria* habe ich *Cutandia* und *Eatonia* zur Hand, die beide von *Catabrosa* recht verschieden sind. Die meisten Systematiker haben *Catabrosa* mit der hochnordischen *Phippsia* verknüpft, deren Untersuchung nun zunächst folgen soll.

Phippsia algida erscheint im Reichenbachschen, lamarckoid-philosophischen System als die einfachst gebaute *Graminee*, gleichsam das Urgras. Bentham und Hooker (Genera plantarum III) stellen sie zwischen *Coleanthus* (*Schmidtia*) und *Sporobolus*, wo sie noch Hackel stehen läßt. Dagegen hat Fries sie mit *Catabrosa* vereinigt, und Nyman (Consp. Fl. Europ.) stimmt ihm bei.

Die Blätter haben an Bast nur an jedem Rande ein dünnes Bündel. Die sieben dünnen Gefäßbündel liegen in grünem Parenchym, welches von Luftgängen durchzogen wird. Die Hüllspelzen sind klein, die Blüten scheinbar terminal. Die Deckspelze hat einen Mittelnerv, der hinter einer kleinen Kerbe des vorderen Randes endet, außerdem zwei kurze Seitennerven. Am Grunde der Deckspelze sind auf den Nerven Stachelhaare, sonst finden sich auf Deck- und Vorspelze nur stumpfe Papillen an Stelle der bei den meisten Gräsern vorkommenden Stachelhöcker oder Haare. Im Mittelfelde der Vorspelze liegen zwischen fast glattwandigen Langzellen viereckige Kurzzellen. Die Lodikel sind an meinem Material nicht mehr recht kenntlich. Die Narben sitzen auf dem Gipfel des Fruchtknotens, sind in der Blüte aufrecht, ihre Verzweigungen enden oft in dichotome Papillen. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt. Mehr Übereinstimmung mit *Catabrosa* kann man nicht verlangen; ich muß demnach Fries beistimmen und *Phippsia* mit *Catabrosa* vereinigen.

IV. Phalaris, Phleum und deren Sippschaften.

Daß ich in meiner Exkursionsflora *Phleum* mit *Phalaris* vereinigte, war ein Fehler. Schon Döll hatte festgestellt, daß im *Phleum*ährchen nicht selten ein Achsenfortsatz über das Stielchen der einzigen Blüte hinaus zu sehen ist, namentlich ist dies bei *Ph. Boehmeri* und *asperum* der Fall. Bei *Phalaris* dagegen stehen unterhalb der einzigen Blüte zwei taube und mehr oder weniger verkümmerte Spelzen, während die entwickelte Blüte ähnlich wie bei *Catabrosa* pseudoterminal erscheint.

21. Die Phalarideen.

Phalaris brachystachys, Baldingera arundinacea, Hierochloë australis, Anthoxanthum odoratum und *Puelii* haben echte Grasblätter. Bei *Baldingera* ist das Gewebe zwischen den Gefäßbündeln

in der Blattmitte sehr locker, von Luftgängen durchzogen, und die größten Gefäßbündel sind von mehreren Lagen farbloser Zellen umgeben. Bei *Hierochloë* fallen die Luftgänge weg, und grünes Gewebe grenzt seitwärts an die Bastscheiden aller Gefäßbündel. Ebenso ist es bei *Anthoxanthum. Phalaris brachystachys* hat dicke Epidermis und führt Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Bei diesem Grase sind die Stengel voll, was ja auch in der Gattung *Gramen* bei dem schnellebigen *Nardurus Lachenalii* festgestellt wurde. Im übrigen haben die besprochenen Arten typische hohle Gramenstengel.

Daß *Baldingera* sich von *Phalaris* nur durch den Habitus trennen läßt, ist bekannt. Die Deck- und Vorspelzen beider Sippen zeigen enge, lange, geradwandige, verkieselnde Zellen und, wo Haare vorkommen, als deren Träger Kurzzellen. Die Haare sind lang, einzellig. Die Vorspelze ist gleichmäßig gewölbt, die Nerven springen in keiner Weise vor, eine Haarleiste liegt in der Mittellinie.

Bemerkenswert ist, daß bei *Hierochloë* die dritte Blüte, welche ja der *Phalaris*blüte homolog steht, gleichfalls in den Spelzen lange, enge, geradwandige verkieselnde Zellen und haartragende Kurzzellen besitzt, während die Deckspelzen der männlichen Blüten nicht nur Grannen, sondern auch derbere, wellwandige Langzellen und zwischen diesen typische Kurzzellpaare besitzen, und die Vorspelzen ebendieser Blüten stachelhöckerig rauh und mit vorspringenden Nerven versehen sind. Also die Organe, welche bei *Phalaris* verkümmern, sind bei *Hierochloë* besonders kräftig. Dagegen hat die Vorspelze der *Hierochloë*zwitterblüte ihren einen Nerv verloren, während *Phalaris* in dem homologen Organ noch beide hat. Demnach darf man *Phalaris* (einschl. *Baldingera*) und *Hierochloë* wohl als zwei besondere Gattungen betrachten. Der einsame Vorspelzennerv der *Hierochloë* hat nur ein Gefäß, ist nicht aus zwei zusammengerückten Nerven gebildet. Und bei *Anthoxanthum odoratum* habe ich in der homologen Spelze am Grunde den Stumpf eines zweiten Nerven gesehen. *Anthoxanthum* ist nur eine *Hierochloë*, deren männliche Blüten verkümmert sind. Ihre Spelzen zeigen ebensolches Zellnetz wie die entsprechenden von *Hierochloë*. Für *Anthoxanthum* und *Hierochloë* zusammen kann man den Namen *Foenodorum* gebrauchen.

22. Phleum und Alopecurus.

Phleum und *Alopecurus* werden nebeneinandergestellt, weil ihre Narben zwischen den Spelzenspitzen heraustreten. Außer bei der eben besprochenen *Phalaris*sippe trafen wir diese Eigenschaft, wenn auch weniger ausgeprägt, bereits bei *Catabrosa*, einer im übrigen von den hier in Rede stehenden gut geschiedenen Gattung.

Phleum und *Alopecurus* haben in Stengel und Blatt die histologischen Merkmale der *Eugramineen*. Bei *Alop. geniculatus* kommt der Bastzylinder nur unvollständig zur Ausbildung. Bei

A. agrestis ist er vollkommen, seine Rippen (das sind die Baststränge längs der kleinen äußeren Gefäßbündel) nehmen nicht die ganzen Rippen des Stengels ein, sondern nur deren Mitte, die Seiten sind grün. Dasselbe Verhalten ist mir sonst nur bei *Hierochloë australis* aufgefallen.

Die Blätter des *Alopecurus geniculatus* erinnern durch die stark vorspringenden, grünen Rippen der Oberseite an *Deschampsia*. Bei *Phleum asperum* ist in dem flachen Blatte das Mesophyll überall grün; schon in den Blattscheiden sind die ganzen Zwischenräume zwischen den Gefäßbündeln grün. Bei *Phleum pratense* erscheinen neben den stärkeren Gefäßen farblose Zellen. Auffallend ist bei *Phleum*, daß an den lateralen Blatträndern je ein starker Baststrang liegt.

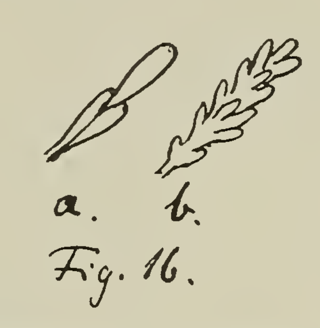
Der auffälligste Unterschied *Phleums* von *Alopecurus* ist, daß die Hüllspelzen am Stengel bleiben, während bei letzterem die ganzen Ährchen abfallen.

Einige *Phleum*arten (*Boehmeri, asperum*) haben einen deutlichen Achsenfortsatz über den Ansatz der einzigen Deckspelze hinaus. Die Hüllspelzen haben drei sich vorn vereinigende Nerven. Die Deckspelzen sind fünfnervig, bald ganz stumpf (*Boehmeri*), bald mit als rauhe Spitze auslaufendem Mittelnerv (*pratense*), bald fünfspitzig (*arenarium*), meist von Stachelhöckern rauh, zuweilen auch mit einzelligen Haaren sowohl auf den Nerven als auch den Zwischenfeldern; bei *arenarium* sind diese Haare nicht spitz, sondern sehr stumpf. Die Vorspelze ist vorwiegend langzellig, *P. Boehmeri* hat in der Mitte einen Streifen mit stark verkieselten Kurzzellen, *P. asperum* und *arenarium* haben mehr dickwandige Zellen, die kurzen nicht auffallend verkieselt, bei *pratense* und *alpinum* sind nur Langzellen. Die Vorspelzennerven tragen meist Stachelhöcker, keine Haare. Die Lodikel sind dreieckig (*Boehmeri*). Die Narben sind gefiedert wie bei den meisten *Eugramineen*, unterscheiden sich augenfällig von denen des *Alopecurus*. Bei *Phleum asperum* sind die Stärkekörner und deren Teilstücke auffallend groß. *Phleum* steht nach alledem nahe bei *Graminastrum*, eigentlich nur durch die gestielten, hoch austretenden Narben davon verschieden.

Viel mehr Eigentümlichkeit besitzt *Alopecurus*. Seine Hüllspelzen verwachsen nicht selten am Grunde, ihre drei Nerven vereinigen sich nicht; der Mittelnerv ist manchmal vorn auf dem Rücken gekielt (*A. geniculatus*), was an *Phalaris* erinnert. Die Deckspelze trägt eine meist undeutlich gekniete, meist vom unteren Teile der Spelze abgehende Granne, die in ihrem hinteren Teile glatt und durchsichtig, vorn rauh und bläulich ist. Duval-Jouve fand darin außer dem Gefäßbündel nur bastähnliche Zellen. Das wird meistens zutreffen, insbesondere sah ich es so bei *A. utriculatus*. Aber bei *A. geniculatus* sah ich zwei dünne grüne Streifen das Gefäßbündel durch die ganze hintere Hälfte begleiten. Im ganzen ist die Deckspelze fünfnervig und undeutlich zweispitzig. Vorspelze und Lodikel haben unsere Arten nicht.

Die Narben sind oft eine Strecke verwachsen, tragen verhältnismäßig wenige und kurze Fiedern, und diese haben wenige Papillen.

Ähnlich sehen die Narben bei *Anthoxanthum* aus. Ein Achsenfortsatz findet sich in den *Alopecurus*ährchen nicht.



Narbenfieder von *a Alopecurus agrestis* und *b Phleum arenarium.*

Nun haben die Ährchenstiele gleich unter den Hüllspelzen eine Art Schwiele, und wenn die Ährchen abgefallen sind, sehen die Stiele mit dieser Schwiele ungefähr aus wie Wandleuchter ohne Kerze. Nach einer alten morphologischen Theorie ist diese Schwiele homolog den Hüllspelzen von *Hierochloë;* die bei *Alopecurus* vorhandenen Hüllspelzen entsprächen dann den Deckspelzen der männlichen *Hierochloë*blüten. Stützen läßt sich diese Annahme noch durch die Tatsache, daß bei *Alopecurus* (§ *Colobachne*) *vaginatus* die Vorspelze vorhanden und einnervig ist. Nebenbei bemerkt haben die Grannen von *Colobachne* sehr deutlich zwei Parenchymstreifen, über denen die Epidermis Spaltöffnungen führt. Wenn besagte Vermutung das Rechte trifft, dann fallen bei *Alopecurus* nur scheinbar die ganzen Ährchen ab, da ja die Ansatzstellen der hypothetischen Hüllspelzen an den Stielen bleiben.

Mancherlei spricht also dafür, daß *Alopecurus* näher mit *Hierochloë* und *Phalaris* verwandt ist als mit *Phleum.*

23. Mibora.

Mibora minima gleicht den zuletzt besprochenen Gattungen durch die hoch austretenden Narben und die großen Hüllspelzen, hat aber sonst Eigenheiten. Der Stengel ist gedreht, hat zwei breite und zwei schmale Rippen. In den Furchen ist die Epidermis mit Spaltöffnungen versehen und hat grünes Parenchym hinter sich. Die Epidermiszellen der Rippen gleichen denen spröder Grannen, sind dickwandig und springen in dünnen Schnitten leicht auseinander; hinter ihnen liegt eine Schicht Kollenchym, darauf folgt grünes Parenchym, so daß ein vollständiger grüner Hohlzylinder im Stengel ist. Einwärts liegen zwei dünne und zwei ganz dünne Gefäßbündel und lockeres, farbloses Gewebe. Eine zentrale Höhlung fehlt. Die Blattscheiden haben keine Gelenke, sind häufig durchsichtig, nur längs der drei Gefäßbündel befindet sich grünes Parenchym. Am Grunde des Blattes tritt ein zusammenhängender, längsstreifiger Parenchymbelag der Rückenepidermis auf, und zahlreiche grüne Querbänder verbinden die grünen Scheiden der drei Gefäßbündel; die Spaltöffnungen liegen aber an der Bauchseite des Blattes. Die Hüllspelzen sind einnervig, die Deckspelzen fünfnervig und fünfspitzig, die Vorspelzen zweinervig. Beide inneren Spelzen sind dicht mit langen einzelligen Haaren besetzt. Die Narben ähneln denen von *Alopecurus,* sind noch einfacher. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt.

Beschluß zu IV.

Bei dem jetzigen Stande unseres Wissens tun wir am besten, wenn wir die in diesem Abschnitt besprochenen Sippen beieinander lassen. Ihr gegenseitiger Verwandtschaftsgrad läßt sich graphisch so darstellen:

Hierochloë, Anthoxanthum,
Phalaris,
. *Alopecurus,*
. . *Mibora,*
. . . *Phleum.*

Soll jeder Verwandtschaftsgrad durch einen Sippennamen bezeichnet werden, dann müssen wir zu -ales, -aceae, -oideae, -eae, -inae usw. noch viele Endungen hinzufinden, so viele, daß sich niemand mehr zwischen ihnen zurechtfinden würde.

V. Sesleria.

Sesleria coerulea hat scheinbar knotenlose Halme; am Stengelgrunde sind mehrere Internodien aufs äußerste verkürzt. Gelenke bilden nur die Scheiden der obersten Blätter; Stengelgelenke kommen vor. Diese Verhältnisse erinnern an *Molinia*, mit welcher die Art auch den Namen „*coerulea*" gemeinsam führt. Die Blattscheiden sind gekammert, d. h. zwischen der äußeren und inneren Epidermis bilden in gewissen Abständen die Gefäßbündel nebst zugehörigem mechanischem Gewebe feste Rippen, dazwischen sind vierseitige Räume mit lockerzelligem Gewebe gefüllt oder führen Luft. Dies Merkmal erinnert zwar an *Phragmites*, findet sich aber auch bei *Oryza* (*Leersia*), *Sporobolus* u. a. Die Blatthäutchen sind ganz kurz und behaart.

Die Narben der *Sesleria* sind kurzfiederig wie die von *Anthoxanthum* und *Alopecurus*. In diesen beiden Sippen und bei *Hierochloë* kommt auch Blaufärbung vor. Ein augenfälliges Merkmal unserer *Sesleria*, die Tragblätter der untersten Blütenstandszweige, kommt zuweilen bei *Mibora* und *Phleum* wieder vor. Andererseits ist die für die *Phalarideen* charakteristische Neigung zur Unterdrückung der untersten Blüten im Ährchen der Gattung *Sesleria* nicht fremd. Unter wenigen Ährchen von *S. microcephala*, die ich untersuchte, war außer normal zweiblütigen eines, welches an Stelle der untersten Blüten nur deren Deck- und Vorspelze besaß, und eines, welches über zwei am Grunde verwachsenen Deckspelzen eine vorblattlose Blüte hatte.

Die parallelnervigen mehrspitzigen Deckspelzen können uns sowohl an *Sieglingia* als auch an *Phleum* u. a. erinnern.

Die Blätter von *Sesleria coerulea* zeigen im Querschnitte quadratische weiße Felder mit grünem Rahmen, die durch weiße Streifen geschieden werden. Die Gefäßbündel sind nämlich oben und unten von farblosen Zellen begleitet, die Zwischenräume zwischen den Bündeln zeigen neben den Gefäßbündeln und an der Epidermis grünes Parenchym, in der Mitte große farblose Zellen. Blasenzellstreifen sind nur rechts und links unmittelbar neben der

Mittelrippe vorhanden. Unter der oberen (Bauch-) Epidermis sieht man von der Fläche nur die Hälfte der Unterlage grün gefärbt, das Parenchym ist in Querlamellen geordnet, die von einer Gefäßbündelscheide zur anderen ziehen. Von der Rückenfläche dagegen sieht man Längsreihen grüner Zellen eine neben der anderen. Wenn man sich denkt, daß in einem *Phleumasperum*blatte das Gewebe in der Mitte jedes Zwischenbündelstreifens farblos würde, kommt ziemlich genau das *Sesleria*blatt heraus. Die Spaltöffnungen führt unsere *Sesleria* oben, sie sind eigentümlicherweise vierzellig. Aber *Oreochloa disticha,* die kaum in eine andere Gattung gehört als *Sesleria,* hat zweizellige Spaltöffnungen wie die übrigen Gräser, ebenfalls auf der Blattoberseite. Im übrigen ist das Blatt dieser Art stark gerippt, histologisch dem von *Phalaris arundinacea* und *Alopecurus geniculatus* vergleichbar.

Der Stengel von *Sesleria coerulea* wird zwar spät hohl, doch ist das lockere Gewebe des Zentrums von dem festeren des Umfanges deutlich geschieden. Die Gefäßbündel liegen fast in einem Kreise, doch sind sie abwechselnd stärker und schwächer. Der „gerippte Bastzylinder" ist unvollkommen, da die Gefäße ihn durchsetzen und die „Rippen" von den interfaszikulären Segmenten des Zylinders durch die an die Gefäßscheiden herantretenden grünen Parenchymstreifen geschieden werden. Jüngere Stengel haben nur um die einzelnen Gefäßbündel getrennte Bastlagen. Die Lodikel sind derb, lang zugespitzt. Der Fruchtknoten ist behaart, der Same leicht aus der Frucht lösbar. Die Stärkekörner sind zusammengesetzt, zerfallen leicht in kleine Brocken.

Ohne alle Frage zeigen die Merkmale der Gattung *Sesleria* einige Anklänge an die Sippschaft *Sieglingia-Arundo,* viel größer aber ist die Übereinstimmung mit den *Phalarideae* und *Alopecuroideae.* Diese eben im IV. Abschnitte besprochene Sippschaft möchte ich mit *Sesleria* zusammenfassen. Der Name sei *Foenodoreae* oder *Foenodorinae,* je nach Auffassung der Rangstufen im System.

VI. Sporobolus und seine Sippschaft.

Wenn ich von den beiläufig behandelten *Bambusen,* den *Paniceen* und *Andropogoneen* absehe, sind bei der vorstehenden Untersuchung erst drei Gattungen herausgekommen, die sich von dem engeren Kreise der *Eugramineen* gut und gemeinsam unterscheiden, nämlich *Eragrostis, Sieglingia* und *Arundo* einschließlich *Molinia* und *Diplachne.*

Gemeinsam ist diesen dreien folgendes: Die Blatthäutchen sind bei vielen (nicht allen) Arten in Haare aufgelöst. Die Blätter sind an hygrophilen Formen von denen der *Eugramineen* bis jetzt nicht sicher unterscheidbar. An xerophilen aber schwindet in ihnen der grüne Epidermisbelag, während zugleich die Parenchymscheide der in diesen Fällen meist dünnen Gefäßbündel stark ausgebildet wird. (Bei xerophilen *Gramen*arten dagegen wird durch starke Bastentwickelung das grüne Gewebe von den meist starken

Gefäßbündeln abgedrängt.) An den Spelzen sind bei vielen Arten zweizellige Haare zu treffen, die bei *Gramen* und *Graminastrum* noch nie gesehen wurden. Im Stengel sind meist außer den mit dem Bastzylinder verbundenen noch weiter einwärts gelegene Gefäßbündel vorhanden; es können mehrere konzentrische Bastzylinder gebildet werden. Endlich kommen in allen drei Gattungen atypisch brechende Ährchenachsen vor, wiewohl nicht in allen die gleiche Abweichung vom *Gramen*typus. Bei *Eragrostis* und unter *Arundo* bei *Phragmites* erwähnte ich das; bei *Sieglingia* (*Danthonia*) *Forskalii* scheint es ähnlich zu sein wie bei *Phragmites* (Rob. Brown, Observat. on the plants coll. by Oudney, 1826; zitiert bei Röper, Beitr. z. Fl. Meckl. II, S. 157).

Unsere drei Genera sind solche, welche in dem vorgefaßten System teils ganz, teils mit einzelnen Arten zu den *Sporoboleae* gehört hätten. Wir haben uns also *Sporobolus* zu betrachten und sehen alsbald, daß er durch Haarkränze an Stelle der Blatthäutchen eine Beziehung zu den drei Gattungen verrät. Dasselbe Merkmal zeigen manche *Paniceen, Andropogoneen, Chlorideen,* ja auch *Lasiagrostis, Lagurus* und einzelne andere Vertreter der Sippe *Graminastrum,* so daß man sich nicht zu sehr darauf verlassen darf. In der deutschen Flora kommt nach Duval-Jouves Bildern und äußerlichen Merkmalen sonst nur noch *Crypsis* als Verwandter der hier in Rede stehenden Gräser in Frage.

24. Sporobolus.

Sporobolus spicatus hat volle, im Alter etwas hohle Halme, deren Gewebe bis gegen das Zentrum von Gefäßbündeln durchzogen ist. In den inneren Bündeln nehmen die beiden großen Gefäße bei weitem den meisten Raum ein. Jedes Bündel ist von einigen Bastlagen umgeben. Zwischen diesen inneren (zentralen) Bündeln und den peripherischen pflegt eine gefäßlose Zone weitzelligen, farblosen Gewebes zu sein. Die peripherischen Gefäßbündel bilden wie bei unseren meisten Gräsern zwei Lagen, die inneren sind erheblich dicker als die äußersten. In den älteren Stengelteilen liegt zwischen diesen beiden Gefäßlagen eine Bastschicht. Neben und peripherisch von den äußeren Gefäßbündeln liegt grünes Parenchym, welches durch eine doppelte Lage kollenchymatischer Zellen von der Epidermis getrennt ist. In den blühenden Halmen liegen unter der Epidermis Baststreifen vor den größeren (tieferen) Gefäßbündeln, jedoch ohne Zusammenhang mit diesen, das übrige subepidermiale Gewebe ist grünes Parenchym, solches umgibt die kleineren Gefäßbündel vollständig und trennt die größeren von den Baststreifen. Der Stengel hat Gelenke, die Blattscheidengelenke sind schwach und völlig gespalten. Im Blatt ist jedes Gefäßbündel wie mit Palisadenlamellen umwickelt, im Querschnitte also von einem augenfälligen grünen Ringe umgeben. Schwache Anastomosen verbinden die Parenchymscheiden benachbarter Gefäße. Das übrige Gewebe ist farblos. Auf den Spelzen suchte ich zweizellige Haare vergeblich. Die

Narbenäste sind nicht wieder verzweigt, ziemlich lang und mit ziemlich vielen großen Papillen versehen, sie treten seitlich aus. Einen Achsenfortsatz im Ährchen habe ich nicht gefunden. Die Lodikel sind kurz und breit. Die Früchte springen bekanntlich auf.

25. Crypsis und Heleochloa.

Crypsis aculeata stimmt in der Histologie des Blattes mit *Sporobolus* überein. Ihre Stengel werden ebenfalls erst spät hohl. Die Gefäßbündel bilden drei nicht deutlich geschiedene Lagen, ein jedes ist von Bast umgeben. Eine Stengelseite pflegt infolge eines anliegenden Zweiges konkav zu sein; in dieser stoßen die Bastbeläge der Gefäßbündel zusammen, in der konvexen Seite nicht. Auffällig ist, daß die Vorspelze nur einen, schwachen Nerven hat. Beide Spelzen führen Kurzzellpaare zwischen den Langzellen und hier und da an Stelle von Korkkurzzellen kurze, stumpfe zweizellige Gebilde, die Haare heißen müssen, wiewohl sie deren Form nicht haben. Die Früchte haben an der Deckspelzenseite einen grünen Streifen, springen schließlich auf. Die Narben haben wenige und kurze Fiedern, die aber eine Mehrzahl von kurzen Papillen tragen, sie treten zwischen den Spelzenspitzen aus.

Heleochloa alopecuroides hat eine enge Höhlung im Stengel. Unter seiner Epidermis folgt eine Lage Kollenchym, dann Parenchym, in welchem die kleinen Gefäßbündel liegen; darauf folgt Bast, welcher mit dem zentralen Ende der kleinen Gefäßbündel und dem peripherischen der nun folgenden größeren zusammenhängt. Weiter gegen das Zentrum liegt noch eine dritte Gefäßbündelschicht. Die Bildung ist also der bei *Sporobolus* beobachteten ähnlich, ebenso aber der von *Phragmites* (Fig. 10). Blattscheidengelenke sind gut entwickelt und nicht gespalten. Das Blatthäutchen trägt auf niedrigem häutigem Grunde eine Haarreihe. Blattscheide und Blatt sind wie bei *Sporobolus* und *Crypsis* beschaffen. Die Blütenstandszweige tragen meist zwei Ährchen. Die Hüllspelzen sind einnervig, die stärkere obere trägt hakenförmige Kieselhaare. Die einnervige Deckspelze trägt kurze zweizellige Haare. Die Vorspelze hat nur einen rudimentären Nerv, welcher einseitig neben einer Längsfurche liegt. Die Narben tragen wenige aber lange und papillenreiche Fiedern, treten oben hervor. Die Früchte springen auf. Von *Crypsis* unterscheidet sich diese Sippe nur durch die Form des Blütenstandes. Übrigens ist *Heleochloa* eigentlich nur ein jüngeres Synonym von *Crypsis,* da Host, der die Gattung aufstellte, *C. aculeata* hineinnahm.

26. Schmidtia (Coleanthus).

Wie unsere Verhältnisse einmal liegen, kann man von *Schmidtia subtilis* nicht schreiben, ohne dabei zu sagen, warum man dieses Gras nicht *Coleanthus* nennt. Unfraglich ist *Schmidtia* der ältere Name, und es wäre leicht durch eine Reihe von Zitaten zu beweisen, daß er nie vergessen war. Freilich kann er Anlaß zu Verwechselungen geben, aber darum hat Franz

Willibald Schmidt sein Patenrecht nicht verwirkt. Eine Linnéische Regel, die vor allen Kongreßbeschlüssen Priorität hat (Philos. botan. § 328), erklärt die das Andenken verdienter Botaniker ehrenden Gattungsnamen für unverletzlich (sancte conservanda). Geht es also mit eitel *Schmidtia* nicht, müssen die Vornamen herzu, und ich würde mich gar nicht scheuen, nach der etymologischen Mode der Gegenwart *Efveschmidtia* zu schreiben.

Ich kenne kein Gras, welches der *Schmidtia* ähnlicher wäre als *Crypsis aculeata.* Zu den *Oryzeen* kann erstere schon wegen ihrer Stärkekörner nicht gehören, welche aus polyedrischen, verhältnismäßig großen Stücken zusammengesetzt sind. Im Stengel ist kein Bastzylinder ausgebildet. Die Blätter haben dünne Gefäße mit stark entwickelten Parenchymscheiden, zwischen deren grünen Zellen weite Luftgänge erscheinen. Quernerven sind vorhanden und ebenfalls von grünem Parenchym umsponnen. Außerdem ziehen grüne Zellstreifen von Bündel zu Bündel. Auf der Blattunterseite, wo die Spaltöffnungen liegen, beträgt der nicht von grünen Querstreifen unterſutterte Teil der Epidermis etwa die Hälfte ihrer Fläche, an der Oberseite ist das Grün noch spärlicher. Hüllspelzen fehlen bekanntlich; die Vorspelze ist zweinervig und dreispitzig. Charakteristische Kurzzellen oder Haare finden sich nicht, nur die gewöhnlichen Auswüchse der Kieselkurzzellen. Die Narben sind aufrecht, kurzfiederig, die Fiedern mit wenigen Papillen.

VII. Die Chlorideen.

In meinen „Beiträgen“ hatte ich, mich auf Hackels Angabe stützend, die *Chlorideae* von den *Eugramineae* nach der Gestaltung der Stärkekörner des Endosperms gesondert. In dem vorläufigen System, von welchem die gegenwärtige Untersuchung ausgeht, wurden sie von den *Sporoboleae* lediglich durch den Blütenstand unterschieden, da ich eine etwa für die letzteren charakteristische Stärkebildung eventuell noch feststellen mußte. Inzwischen hat sich herausgestellt, daß die Größe der Stärkekörner und Stärkekornteile ebenso wie der dauerhaftere oder mehr hinfällige Zusammenhang dieser Teile in engverwandten Sippen schwankt. Es wird nötig, das Merkmal der *Chlorideen* nachzusehen, und *Eleusine indica* zeigt kein anderes Bild als irgendeine *Festuca* oder ein *Lolium*! Nun scheidet die *Chlorideae,* wenigstens deren typische Sippen, von den *Eugramineae* im engeren Sinne noch der Bau des Stengels (vergl. Schwendener a. a. O. über *Cynodon*) und der Blätter (vergl. Duval-Jouve, Histotaxie, und auch Grob a. a. O.); aber von den Gattungen, die durch die vorhergehenden Darstellungen aus dem Kreise der *Eugramineae* ausgeschieden wurden, kann man sie nur noch durch den Blütenstand trennen — und der bedeutet nicht viel; ich erinnere an *Panicum, Setaria* und *Digitaria* und an den *eleusine*ähnlichen Habitus von *Sclerochloa.* In der Tat ist die zweizellig-einseitswenige *Chlorideen*ähre ja nur eine Modifikation der Rispe vom *Festuca*typ!

27. Eleusine und Cynodon.

Eleusine indica zeigt im Querschnitt ihrer Blätter um die dünnen Gefäßbündel eine Lage von großen radiärgeordneten grünen Zellen, außerdem sind an Assimilationsgewebe nur schwache Verbindungsstränge zwischen diesen Gefäßbündelscheiden vorhanden. Die Deckspelzen sind dreinervig, tragen zweizellige Haare. Die Vorspelzen sind zweinervig mit breitem Mittelfeld, fast rein langzellig. Die Narben bleiben zwischen den gespreizten Spelzen ziemlich aufrecht. Die Früchte springen auf. Die Mehrblütigkeit der Ährchen fällt als Unterschied gegen die zuletzt besprochenen Gattungen auf.

Cynodon dactylon hat einblütige Ährchen, aber ein starkes Rudiment einer zweiten Blüte. Die Narben treten meistens seitlich aus, viel seltener oben, doch findet man beiderlei Verhalten an derselben Pflanze. Der Bau des Stengels ist ähnlich wie bei *Sporobolus, Heleochloa* und *Phragmites,* der des Blattes wie bei allen Gattungen, die hier im Anschluß an *Sporobolus* besprochen wurden. Zweizellige Haare finden sich an den Ährchenstielen und allen Spelzen. Die Samen treten nicht aus den Früchten heraus.

Cynodon und *Eleusine* sowie auch *Dactyloctenium* werden sich auf die Dauer kaum als getrennte Gattungen halten lassen. Die folgende Art weicht sehr von ihnen ab.

28. Beckmannia.

Beckmannia eruciformis hat hohle Stengel, gewöhnliche Blatthäutchen, gut entwickelte Scheidengelenke und Blätter mit ziemlich breiten Zwischennervenstreifen. Sie zeigen um die dünnen Gefäßbündel einen Mantel kleiner, nah aneinander gerückter grüner Zellen, welche im Präparat oft dunkler erscheinen als das übrige Assimilationsgewebe. Dieses füllt die Zwischenräume zwischen den Gefäßen in der Weise aus, daß an der Epidermis beider Blattseiten Lamellen mit Abständen von Nerv zu Nerv ziehen und daß sich im Inneren des Mesophylls den Nerven parallele feine Luftgänge mit grünen Zellen in ähnlicher Weise umgeben wie die Gefäßbündel. Der Querschnitt zeigt in der grünen Ausfüllung der Zwischenbündelräume enge Ringe vom Bau und der Färbung der kleinzelligen Gefäßbündelparenchymscheiden. Spaltöffnungen hat das Blatt auf beiden Seiten, unten aber mehr, dort sind sie schon mit der Lupe sichtbar. Ähnlich wie dieses Blatt wird wohl das von *Eragrostis* § *Cataclastos* gebaut sein, dessen Konstruktion oben (S. 438) nicht ganz klar wurde.

Die Ährchen fallen mit den Hüllspelzen ab, welche aufgeblasen und derb sind. Das Ährchen hat zwei Blüten und einen Stummel von Achsenfortsatz. An den Spelzen suchte ich zweizellige Haare vergeblich. Die Deckspelze ist fünfnervig mit derben Randnerven, sie hat zwischen Langzellen Kieselkurzzellen, teils mit, teils ohne Stachelhaare. Die Langzellen zeigen eine eigentümliche Querfelderung, die wahrscheinlich auf Einlagerung kompakter Kieselmassen beruht, ähnlich denen, die Grob

(a. a. O. Taf. 9, Fig. 12) in den Blasenzellen von *Olyra latifolia* fand. Die Vorspelze ist zweinervig, hat ebensolche Langzellen wie die Deckspelze. Die Lodikel sind dreieckig zugespitzt (bei *Eleusine* und *Cynodon* gestutzt). Die Narben treten seitlich aus, haben sehr lange Fiedern.

29. Dineba und Tragus.

Dineba arabica oder *Dineba retroflexa* wird gegenwärtig als *Chloridee* betrachtet, stand aber schon einmal unter *Lophochloa*, in welcher Gattung auch *Diplachne fusca* von manchen untergebracht ist, die oben (S. 444) mit *Arundo* vereinigt wurde. Auffallend ist bei *Dineba* und *Diplachne*, daß die Deckspelze braun punktiert erscheint durch Einlagerungen (wahrscheinlich von Kiesel) in vorspringenden Papillen des vorderen Endes der Langzellen.

Der Stengel von *Dineba* ist im Blütenstande fünfkantig und trägt die Zweige in $^2/_5$ Stellung. Diese Zweige sind wie *Chlorideen*-ähren beschaffen, tragen je zwei Reihen zweiblütiger Ährchen. Die Hüllspelzen sind fünf- und dreinervig angelegt, aber die der Achse zugekehrte Hälfte verkümmert. Sie tragen Stachelhaare und zweizellige; über ihren Nerven sieht man schöne ,,Hantelzellen'', wie sie u. a. für *Molinia* (nach Grob) charakteristisch sind. Deck- und Vorspelze haben nur ganz vereinzelte zweizellige Haare, mehr lange einzellige. Die Narben treten oben aus.

Der Stengel hat unter der Epidermis rundum Bast und demgemäß keine Spaltöffnungen. Die Gefäße liegen teils in dem Bastzylinder, teils an seiner inneren Wand, teils weiter zentral, dann folgt im Zentrum ein beträchtlicher Hohlraum. Das Blatt ist in seinem Baue dem von *Eleusine*, fast mehr noch dem von *Tragus* ähnlich.

Tragus racemosus hat gleichfalls eine fünfkantige Blütenstandsachse mit Zweigen in $^2/_5$ Stellung. Diese sehen eigen aus, tragen je zwei (zuweilen mehr) einblütige Ährchen und ein verkümmertes. Die untere Hüllspelze fehlt oft, die obere hat drei starke und mit diesen wechselnd vier schwache Nerven, welche auf ihrem Rücken sehr kräftige krumme Kieselhaare führen, die bis zur Mitte von einer Scheide heraufgezogener Epidermiszellen umhüllt werden. Die dreinervigen Deckspelzen haben Stachelhaare und zweizellige. Erstere sind am Grunde oft von einem Kranze nicht über die übrigen hervorragender Kieselkurzzellen umringt. Der Fruchtknoten zeigt einen deutlichen Stumpf des vorderen Griffels, die Narben sind sehr langfiederig. Die Stärkekörner sind teils zusammengesetzt, teils sind es Einzelkörner von der Größe und Form der Teilstücke jener. Es liegen sowohl zusammengesetzte Körner als auch Einzelkörnchen in den Zellen rund um kleine Hohlräume, ähnlich denen, welche das Assimilationsgewebe zu durchsetzen pflegen. Der Stengel hat unter der Epidermis eine oder einige Lagen kollenchymatischen oder bastähnlichen Gewebes, dann grünes Parenchym, in welchem kleine Gefäßbündel

liegen, weiter innen folgt der Bastzylinder, ebenfalls mit Gefäßbündeln darin, dann lockeres Gewebe mit zerstreuten Gefäßbündeln, zuletzt die Höhlung. Im Blatte sind die Rippen durch die Gefäßbündel und deren Parenchymscheide nebst etwas Bast ausgefüllt. In den schmalen Furchen reicht eine Blasenzelle fast bis an die Rückenepidermis, läßt nur so viel Raum, daß die Gefäßbündelscheiden anastomosieren können. Zu bemerken ist noch, daß die Blütenstandszweige ganz abfallen; sie kletten mittels der Hüllspelzenhaare. Dies ist außer dem Blütenstande der einzige Unterschied zwischen *Tragus* und *Dineba*; beide Gattungen sind etwa so nahe verwandt wie *Holcus* und *Avena*.

Beschluß zu VII (27—29).

Die *Chlorideen* sind keine natürliche Sippe, einige von ihnen sind mit *Tragus*, andere mit *Crypsis* (*Heleochloa*) näher verwandt als untereinander.

VIII. Nardus und Psilurus.

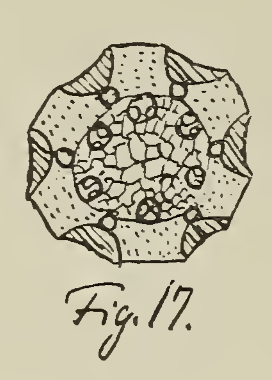
Nardus stricta steht in der deutschen Flora allein durch die einzelne Narbe. Grobs Feststellung, daß zweizellige Haare vorkommen, scheidet die Art von der Sippe der Wiesengräser (*Eugramineae*). Die Histologie des Mesophylls aber ist nach Duval-Jouve die der *Eugramineen*. Die erste Frage wäre also bei der jetzigen Lage unserer Untersuchung, ob hier ein Parallelfall zu *Molinia* und *Sieglingia* vorliegt, die ja trotz ihrer von Duval-Jouve anerkannten normalen Grasblätter in Sippen eintreten mußten, in welchen mindestens starke Anklänge an das Hirseblatt vorhanden sind.

Als ich *Psilurus* untersuchte, fand ich in einer sogenannten Endblüte einen Fruchtknoten mit drei Narben, die abnorme vordere war groß, die beiden normalen seitlichen dagegen stark verkleinert und am Grunde mit der großen verbunden wie Nebenblätter mit der Basis eines Blattstieles. Niemand wird daran zweifeln, daß ein tüchtiger Züchter aus solcher Monstrosität einen einnarbigen *Psilurus* erlangen könnte. Warum soll die Natur das nicht können? Kurz und gut, *Nardus stricta* kann sehr wohl von Vorfahren abstammen, welche nach der Weise der meisten anderen Gräser nur zwei seitliche Narben besaßen.

Der *Nardus*stengel trägt oben an einer Seite zwei Reihen Ährchen, an der anderen drei Streifen, kann also mit den fünfkantigen Achsen von *Dineba* und *Tragus* verglichen werden. Unterhalb des Blütenstandes aber ist er sechsrippig, was einer *Monokotyledone* entschieden besser ansteht. Sechs grüne Furchen haben hinter der Epidermis Assimilationsgewebe, an welches weiter einwärts je ein kleines Gefäßbündel anstößt. In den sechs Rippen liegt hinter der Epidermis Bast, welcher hinter den kleinen Gefäßbündeln herumgreifend einen[1]) Hohlzylinder bildet. An diesen

[1]) In der Zeichnung nicht deutlich geworden.

stoßen innen die sechs größeren Gefäßbündel, der Rest ist lockeres Gewebe, zuweilen im Zentrum ein Hohlraum.



Stengelquerschnitt von *Nardus stricta.*

Das mechanische Gewebe bildet also einen gerippten Hohlzylinder wie bei *Molinia,* und doch ist der Fall ein anderer. Bei *Molinia* sprangen die Rippen von den kleinen äußeren Gefäßbündeln vor, bei *Nardus* kommen sie von den großen inneren her.

Nardus aristata, Psilurus der Neueren, ist gleichsam eine halbierte *stricta.* Der Stengel hat drei grüne Furchen und zweimal drei Gefäßbündel, die Ährchen stehen einzeln und abwechselnd an den Seiten. Im *Psilurus*stengel ist mechanisches Gewebe wenig entwickelt.

Die Hüllspelzen sind bei *Psilurus* klein, bei *Nardus stricta* ganz rudimentär. Die Deckspelze läuft in eine Granne aus, an welche bei *N. stricta* alle drei Nerven wenigstens herantreten, während bei *Psilurus* die seitlichen früh schwinden. *Nardus stricta* hat außer Stachelhöckern zweizellige Haare, bei *Psilurus* suche ich letztere vergeblich. Beide Arten haben sehr verlängerte Fruchtknoten und Früchte, zusammengesetzte Stärkekörner.

Das Blatt von *Nardus stricta* gleicht im Querschnitte sehr auffallend dem von *Stipa pennata* und *Aristella bromoides.*

Psilurus hat dichtes Assimilationsgewebe nur rund um seine Gefäßbündel, im übrigen Mesophyll nur schwach grüne Stränge mit weiten Zwischenräumen. Die Rückenepidermis zeigt streckenweise einen vollkommenen Belag von grünen Zellen, auf anderen Strecken nicht. Man könnte dieses Blatt mit dem von *Schmidtia subtilis* vergleichen. Aber die Lückenhaftigkeit der Chlorophyllschicht an der Rückenseite kann auch mit der gleichen Erscheinung bei *Festuca ovina* zusammengehalten werden. Denn *Psilurus* rollt seine Blätter ein und hat die Spaltöffnungen auf der Bauchseite.

Ich möchte *Psilurus* trotz der vermißten zweizelligen Haare neben *Nardus stricta* stehen lassen. *Nardus* wird neben *Sieglingia* und *Arundo* einzureihen sein.

C. Ergebnisse der Untersuchung.

Der Hauptzweck dieser Arbeit war, aus der heterogenen Menge der *Eugramineae* meiner „Beiträge" (der Hafersippe der Exkursionsflora) die hypothetische Tribus der *Sporoboleae* herauszubringen, auf deren Existenz aus Wahrnehmungen von Anatomen, namentlich Duval-Jouve, geschlossen wurde.

1. Das Ergebnis war ein anderes, als ich erwartete. Mehr Gattungen, als sich hatte voraussehen lassen, lösten sich von den *Eugramineae* ab. Und schließlich blieb bei diesen nur so viel zurück, daß sie jetzt nicht mehr einen unsortierten Rest, sondern eine natürliche Sippe von recht niedrigem systematischem Range darstellen. Für die deutsche Floristik ist dieser Erfolg von großem

Werte, denn die Hauptmasse der hier vorkommenden, insbesondere der einheimischen Arten, verblieb doch bei den durchgesiebten *Eugramineae*. Dieser Hauptmasse gegenüber stehen jetzt die Vertreter der anderen (im ganzen zum Teil systematisch viel wichtigeren) Sippen, einzeln oder in kleinen Gruppen.

Eugramineae (oder *Gramineae* im engeren Sinne) sind folgende:

a) *Foenodorinae*: α. *Sesleria* — β. *Foenodorum* (*Hierochloë* + *Anthoxanthum*), *Phalaris, Alopecurus*; *Mibora*; *Phleum*; (? *Gastridium*);

b) *Gramininae*: α. *Stipa, Piptatherum* cum affinibus — β. *Lophochloa* — γ. *Milium* — δ. *Graminastrum* (*Lasiagrostis* + *Ammophila* + *Calamagrostis* + *Lagurus*; *Apera*; *Aira* inkl. *Deschampsia* und *Weingaertneria, Ventenata* + *Trisetum* + *Koeleria*; *Avena* inkl. *Arrhenatherum* und *Gaudinia*), *Lepturus, Holcus*, (? *Polypogon*), *Gramen, Sclerochloa, Glyceria* — ε. *Melica, Catabrosa* (inkl. *Phippsia*).

2. Die ausgeschiedenen Sippen sind: *Eragrostis, Sieglingia* (*Danthonia*), *Arundo* (inkl. *Phragmites, Molinia, Diplachne*), *Sporobolus, Crypsis, Schmidtia* und *Psilurus*. Diese bilden einen so großen Kreis, daß einerseits die *Chlorideen*, andererseits *Nardus* und schließlich noch *Tragus* mit hineingezogen wurden. Und es gilt jetzt, in diesen Haufen eine neue Ordnung zu bringen.

Sieglingia und *Arundo* sind ohne Frage ganz nahe miteinander verwandt. Hackel (a. a. O. S. 69) spricht sogar von Übergangsformen zwischen *Diplachne* und *Sieglingia* (*Triodia*). Ferner wird ein Kreis gebildet von *Sporobolus, Crypsis* und *Eleusine*. *Schmidtia* schließt sich an *Crypsis*, während mit *Eleusine Cynodon, Dineba* und *Tragus* verknüpft erscheinen. Die Kluft zwischen *Sporobolus* und *Eragrostis* wird anscheinend durch *Schismus* teilweise ausgefüllt. Folgende Gruppierung dürfte vorläufig angängig sein:

Arundineae:

a) *Arundininae* mit *Sieglingia, Arundo* und deren Anhängseln;

b) *Nardinae* mit *Nardus* und *Psilurus*.

Sporoboleae:

a) *Sporobolinae*: *Sporobolus*; *Crypsis, Schmidtia*; *Tragus, Dineba, Eleusine, Cynodon*;

b) *Eragrostidinae*: *Eragrostis*;

? c) *Beckmannia*.

3. Über die *Frumenteae* war Neues nicht zu sagen. Die *Oryzeae* müssen von den *Paniceae* schärfer geschieden werden, als es in meinen früheren Arbeiten geschehen ist. Das ergibt sich ohne Zweifel aus der Literatur.

4. Die *Paniceae* zerfallen in *Panicinae*, zu denen nur *Panicum* mit seinen nächsten Verwandten zählt, und in *Barbarocenchrinae*, welche *Andropogon* mit *Zea* und deren Verwandte umfassen. Blicken wir über die deutsche Flora hinaus, dann steht die Systematik so:

In den vorstehend aufgestellten Triben wird man ohne weiteres auf Grund der landläufigen Beschreibungen und Bilder über 2000 Arten rubrizieren können, nämlich als

Oryzeae etwa 50,
Gramineae etwa 1000, darunter 75 *Foenodorinae*, der Rest *Gramininae*,
Arundineae etwa 50,
Sporoboleae etwa 260,
Paniceae über 800, darunter 560 *Panicinae*,
Frumenteae etwa 160.

Demnach müßten noch mindestens 1000 Arten, von den *Bambusen* abgesehen, eingehender geprüft werden. Große Gattungen sind unter diesen vorläufig Obdachlosen wenige, eigentlich nur *Muehlenbergia* und *Ehrharta*. Dreihundert bis vierhundert Einzeluntersuchungen werden also wohl noch nötig sein. Vivat sequens!

Übersicht des Inhalts.

Vergleichende Untersuchungen über Sarracenia und Cephalotus follicularis betreffs ihrer etwaigen systematischen Verwandtschaft.

Von

Dr. Josef Schweiger,

München.

(Mit 58 Abbildungen im Text.)

Vorbemerkung.

Die „Insektivoren" haben von jeher die Aufmerksamkeit der Botaniker in besonderer Weise auf sich gezogen. Es ist begreiflich, daß es besonders ihr Bau war, der zahlreiche Untersuchungen veranlaßte, und ebenso begreiflich ist es, daß die Fragen: Wie werden die Insekten gefangen? Wie werden sie verdaut? Hat die Aufnahme von Stoffen aus solchen Tieren eine biologische Bedeutung für die Pflanzen selbst? und ähnliche damit im Zusammenhang stehende Fragen besonders zu Versuchen, sie zu lösen, reizten. Dabei blieb vielfach die Frage nach der systematischen Stellung der Insektivoren zueinander gänzlich unberücksichtigt oder wurde nur nebenbei behandelt.

Der Frage nun, ob und wenn, wie Sarracenia und Cephalotus, die manche äußere Ähnlichkeit miteinander zeigen, zueinander systematisch verwandt sind, verdankt diese Arbeit ihre Entstehung. Sie wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München gefertigt und sei Herrn Geheimen Hofrat Dr. K. Goebel für seine Unterstützung und Beschaffung von Material (das Cephalotus-Material stammt ausschließlich von ihm) an dieser Stelle auch besonders gedankt.

Wurzel und Sproß.

Wie gewöhnlich bei Pflanzen mit kriechendem Rhizom findet sich bei Sarracenia keine eigentliche Pfahlwurzel, wohl aber eine Menge von Seitenwurzeln. Zwar wird bei Sarracenia an der jungen Pflanze eine Pfahlwurzel angelegt, aber sehr bald übernehmen

mit fortschreitender Ausbildung des Rhizoms die Seitenwurzeln die Funktion der Pfahlwurzel. Diese Seitenwurzeln entwickeln sich in ziemlicher Anzahl, verzweigen sich ihrerseits und sind in der Regel mit zahlreichen Seitenwürzelchen 2. selten 3. Ordnung dicht bedeckt. Diese Seitenwurzeln sind sehr stark entwickelt, verholzen rasch und gewähren durch ihre große Anzahl und ihren festen Bau der Pflanze eine sichere Verankerung im Boden. Ein Querschnitt durch eine Wurzel von ca. 1 mm Durchmesser von *Sarr. Chelsoni* zeigte nach außen hin eine Schicht von 3 Zellreihen mit verdickten Zellwänden; der Zellinhalt hat bräunliche Farbe von Gerbstoff herrührend. Die Epidermisschicht weist eine tiefbraune Cuticula auf. Schon in den Zellen der äußersten (Epidermis) Schicht, noch vielmehr in der zweiten und dritten Zellage (von außen her gerechnet) findet sich Stärke. Die Epidermiszellen sind kleiner, ihre Wände mehr verdickt als die der 2. und 3. Reihe.

Man könnte der Struktur nach diese zwei inneren Reihen verdickter Zellen zusammen als Hypodermis bezeichnen. Jedenfalls dienen sie als mechanisches Gewebe.

Weiter nach innen folgt sodann schwammiges Gewebe mit mehr oder weniger großen Interzellularräumen. Dann kommt die Endodermis, bestehend aus kleinen Zellen mit kaum verdickten Zellwänden, etwas größeren Durchlaßzellen, die keine Wandverdickung aufweisen; der Pericykel hat Zellen, die an Größe denen der Endodermis ungefähr gleichkommen. Stärke findet sich in den Zellen von Endodermis und Pericykel reichlich vor. Der Zentralzylinder weist die Gefäßstrahlen auf, die normal nach außen hin die Siebteile, darauf folgend nach innen die Gefäßteile erkennen lassen. Die innersten Gefäße werden erst spät fertiggestellt und bleiben lange Zeit dünnwandige gestreckte Zellen. An der inneren Seite des Siebteils bleibt in den jüngeren Wurzeln längere Zeit eine Kambiumzone tätig. In der untersuchten Wurzel von ca. 1 mm Durchmesser fanden sich die Gefäßstrahlen in zehn größeren Gruppen angeordnet. Dieselben sind nach innen mit stark verdickten, verholzten Sklerenchymteilen begrenzt.

Wo Seitenwurzeln sich entwickelt haben, brechen sie in normaler Weise zwischen zwei Gefäßbündeln hervor. (Fig. 1 und 2.) Jüngere Wurzeln haben nur eine einzige Schicht verdickter Zellen, die Epidermisschicht selbst.

Eine Wurzelhaube konnte nur an jungen Wurzeln nachgewiesen werden; doch ist sie dort deutlich vorhanden. Die Wurzelhaube scheint allmählich in die Epidermis überzugehen, die Wurzel selbst wird eine Dauerwurzel, indem durch Verdickung und Verholzung der äußeren Zellschichten eine feste zähe Wurzel aus der zarten jungen sich umbildet. Auch Markteile finden sich dann an solchen alten Wurzeln vor. Die Markzellen sind langgestreckt. Die Zellen zwischen den Gefäßen werden schließlich alle stark verholzt. Sie erscheinen als typische, stark zugespitzte Holzzellen mit Hoftüpfeln. Die Durchbrechung der Gefäße ist durchweg leiterförmig. Wurzelhaare sind nur an den ganz jungen Wurzeln in geringer Zahl vorhanden.

Von Cephalotus stand nur eine alte verholzte Wurzel zur Verfügung. Dieselbe zeigt keinen radiären Querschnitt, sondern ist an drei Seiten etwas flachgedrückt. Nach außen hin liegt eine ziemlich beträchtliche, sehr regelmäßig gebaute Korkschicht; nach innen folgt zunächst ein Parenchymgewebe mit rundlichen Zellen, von welchen die größere Anzahl sehr viel Gerbstoff enthält.



Fig. 1.
Rhizom mit Wurzeln.

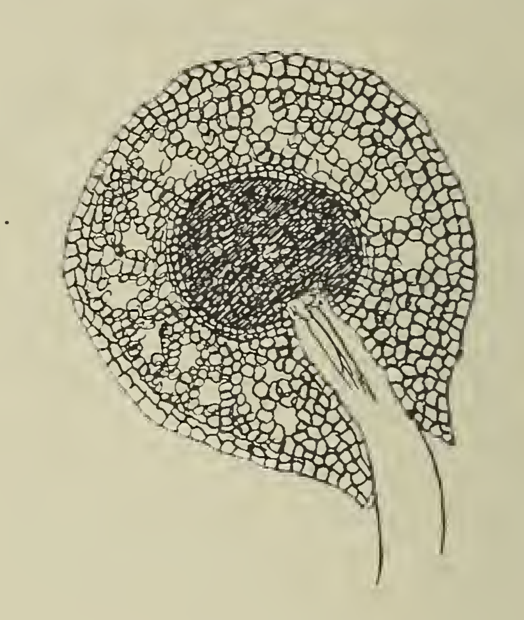


Fig. 2.
Sarracenia Chelsoni.
Querschnitt durch eine junge Wurzel.

Endodermis und Pericykel ist an der vorgelegenen Wurzel nicht zu bemerken gewesen, während sie bei *Sarr. Chelsoni* sehr deutlich war, selbst an sehr alten Wurzeln. Im unteren Teile der Wurzel waren die Gefäßbündel deutlich noch triarch (bei *Sarr. Chel.* in jungen Wurzeln fand sich pentarche Anordnung) mit Markstrahlen dazwischen. Weiter nach oben verschwinden diese mehr und mehr, so daß ein Gefäßzylinder entsteht mit Holzfasern ausgefüllt und auf dem Querschnitt die Form eines gleichseitigen Dreiecks zeigend. Auch die Gefäße der Wurzel von Cephalotus sind leiterförmig durchbrochen.

Das unterirdische Rhizom der Sarracenia ist mit Schlauchblättern besetzt, die am Ende des Rhizoms eine Rosette bilden. Außen am Rhizom findet sich eine ziemlich dicke Rinde, bestehend aus mehreren Schichten von Zellen, deren Wandungen verholzt sind. Diese Zellen enthalten überdies Gerbstoffe. In den übrigen Teilen des Rhizoms finden sich solche Gerbstoffzellen (im Gegensatz zu Cephalotus) nicht. In das Parenchymgewebe eingelagert ist ein sehr stark ausgebildeter Sklerenchymring, der nach außen und innen zu die Gefäßbündel umschließt. Diese selbst sind normal gebaut und in der gewöhnlichen Anordnung vorhanden: nach außen der Siebteil, nach innen der Gefäßteil, der Spiralgefäße in geringer Zahl, dagegen zahlreiche Tracheiden, die leiterförmig durchbrochen sind, aufweist. Zwischen den beiden Elementen der Gefäßbündel ist eine schmale Kambiumzone. Zwischen die Gefäßbündel schieben sich dünne Markstrahlen ein. Das Markgewebe hat ziemlich, aber nicht auffallend große Zellen.

Krystalle finden sich weder im Sproßteil noch in irgend einem anderen Teil der Pflanze vor. Dasselbe ist zu sagen von Cephalotus.

Bei Cephalotus ist der Sproß nach außen hin abgeschlossen durch eine beträchtlich dicke Korkschicht. Die Zellen sind braun gefärbt, die äußerste Zellschicht tief dunkelbraun. Es folgt nach innen zu eine Schicht rundlicher Zellen, die dicht mit Stärke angefüllt sind. Eine beträchtliche Zahl dieser Zellen enthält zudem noch reichliche Gerbstoffe. Diese gerbstoffhaltigen Zellen überwiegen an Zahl bedeutend die gerbstoffreien. Darauf kommt ein Ring von Gefäßbündeln, der nach innen das Mark umschließt. Auch die Markzellen enthalten noch Stärkekörner. Dieselben sind einfach gebaut und exzentrisch geschichtet. Die Markstrahlen beginnen meist mit zwei Zellreihen und endigen einreihig. Auch hier bei Cephalotus ist der Gefäßbündelring von vielen Sklerenchymzellen begleitet. Merkwürdig ist, daß sich einzelne Sklerenchymzellen von prismatischem Bau in der sekundären Rinde da und dort vorfinden. (Fig. 3 und 4.)

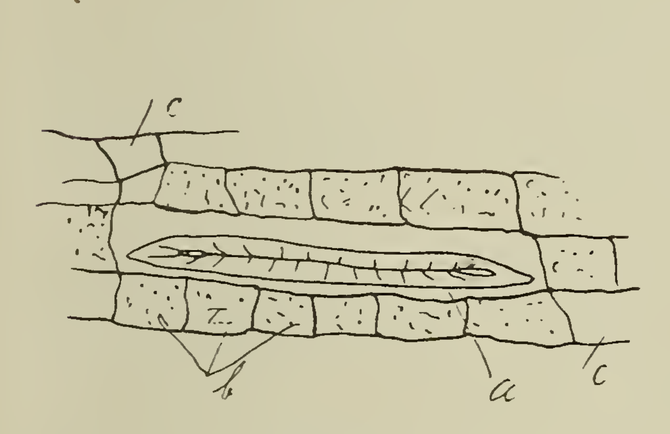


Fig. 3.
Cephalotus follicularis.
a = Sklerenchymzelle aus der Rinde;
b = Gerbstoffzellen getüpfelt gezeichnet;
c = gerbstoffreie Zellen.



Fig. 4.
Cephalotus follicularis.
a = Sklerenchymzelle im Querschnitt;
b = Gerbstoffzellen mit Stärke;
c = gerbstoffreie Zellen.

Die Gefäße sind Spiralgefäße. Tracheiden sind ebenfalls vorhanden mit leiterförmigen Durchbrechungen.

Blatt.

Kein Organ der Sarraceniapflanzen hat eine solch eingehende und oftmalige Beschreibung gefunden als das Schlauchblatt, und es lag ja nahe, auf die merkwürdigen anatomischen und physiologischen Eigentümlichkeiten desselben ein besonderes Augenmerk zu richten. Das führte freilich zu der einseitigen Untersuchung dieses Organs allein. Ähnlich war es mit dem Cephalotuskannenblatt. So wurden die anderen Organe dieser Pflanzen vielfach gar nicht oder nur höchst oberflächlich untersucht. Die Ähnlichkeit der Kannen, wie sie bei oberflächlicher Beobachtung sich uns zeigt, hat auch manchen Forscher dazu verleitet, aus ihr allein einen Schluß ziehen zu wollen auf die systematische Stellung der Sarracenien sowohl wie des Cephalotus. Daß wir es hier mit Pflanzen zu tun haben, die einer und derselben biologischen Gruppe angehören, ist ohne weiteres ersichtlich; anders liegt die Frage: Darf aus dieser Zusammengehörigkeit auch ohne weiteres

der Schluß gezogen worden: hier liegt eine systematische Zusammengehörigkeit vor?

Es kann natürlich nicht die Aufgabe sein, auf die Beschreibungen früherer Autoren hier näher einzugehen, es genüge auf die eingehenden Untersuchungen, wie sie Goebel gemacht und in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen niedergelegt hat, hinzuweisen.[1])

Die zwei Kotyledonen der Sarracenien sind immer als einfache Blattorgane ausgebildet. Alle übrigen Blätter sind in der Regel als Schlauchblätter entwickelt. Nach Goebel besitzen manche Arten von Sarracenia zweierlei Blätter wie *S. Drummondi* und in besonders auffallender Weise *S. flava.* Neben den Schlauchblättern finden sich hier viele kleinere, scheinbar nur aus einer Blattfläche bestehende Blätter, also nicht Schlauchblätter.[2]) Sie treten bei kultivierten Exemplaren immer nach den Schlauchblättern auf, und zwar meist anfangs Juni. Goebel erklärt sie aber als aus Schlauchblättern hervorgegangen, nur daß hier der schon angelegte Schlauch verkümmerte. Es handelt sich also hier um Hemmungsbildungen; sie funktionieren als Assimilationsorgane, deren Blattflächen dem sonnigen Standort entsprechend vertikal orientiert sind. Diese Blätter wechseln regelmäßig mit den normalen Schlauchblättern ab.

Die Entwickelungsgeschichte der Schläuche wurde von Goebel[3]) bei *Darlingtonia Californica* und anderen Sarracenien verfolgt. Nach ihm ist das Schlauchblatt entstanden dadurch[4]), daß nahe der Spitze der Blattanlage eine Vertiefung auftritt, die dadurch entstand, daß auf der Blattoberseite eine Wucherung auftritt, welche sich an die Blattränder ansetzt. Es handelt sich also nicht um ausgehöhlte Blattstiele, da Darlingtonia überhaupt keinen solchen besitzt; bei Sarracenia ist eine blattstielartige Partie vorhanden, aber diese nimmt an der Schlauchbildung nicht teil. Der Deckel der Sarracenien wäre also als Blattspitze zu betrachten.

Die Kotyledonen, die bei den untersuchten Exemplaren immer in Zweizahl vorhanden waren, sind langgestreckte, an der Spitze etwas ausgerandete Organe. Seitlich sind sie in der Regel etwas ausgebuchtet (Fig. 5 und 6). An Blattnerven finden sich in der Regel drei Hauptnerven, deren einer in der Mitte verläuft, während die anderen etwa in paralleler Richtung die Blattfläche durchziehend gegen den Rand hin verlagert sind. Alle drei schicken seitliche Verzweigungen aus, die unter sich und mit den Verzweigungen des nächstliegenden Hauptnervs anastomatisieren.

Der Querschnitt läßt erkennen, daß die Kotyledonen flach zusammengedrückt sind; es findet sich eine Epidermisschicht, darunterliegend Schwammgewebe mit vielen oft großen Interzellularräumen. Die Zellen der Oberhaut sind etwas wellig ge-

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II, 1. p. 73 ff.
2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Fig. 13.
3) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. p. 88.
4) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. p. 76.

bogen, aber deutlich in Längsreihen angeordnet. Die Wände der Zellen sind etwas verdickt. Chlorophyll ist reichlich vorhanden. Drüsen finden sich schon auf dem Keimblatt, und zwar in zwei Formen; es kommen einmal solche vor, die oberflächlich vier Zellen aufweisen, diese stoßen meist auch in der Mitte dicht aneinander. Solche köpfchenförmige Drüsen sind besonders in größerer Anzahl am Blattgrund auf der Oberseite vorhanden, dazwischen befinden sich viele Spaltöffnungen, die nach dem gewöhnlichen einfachen Typus gebaut sind.

Fig. 5.
Sarracenia variolaris.
Kotyledon.

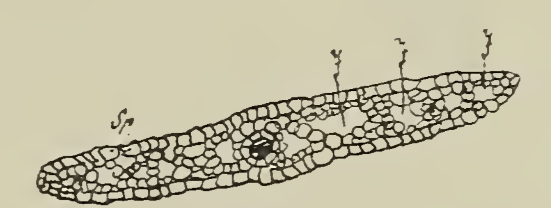


Fig. 6.
Sarracenia purpurea.
Querschnitt durch ein Kotyledon.
Sp. = Spaltöffnung;
J = Interzellularraum.

Diese Art von Drüsen scheint eine Art von Anfangsstadien der Drüsenbildung vorzustellen.

Eine weitere Art von Drüsen ist nämlich auf der Blattfläche zu sehen, solche mit sechs oberflächlichen Zellen. Sie sind aber auf den Kotyledonen weniger häufig. Entweder sind es vier mittlere Zellen, an welche seitlich noch je eine etwas größere Zelle sich

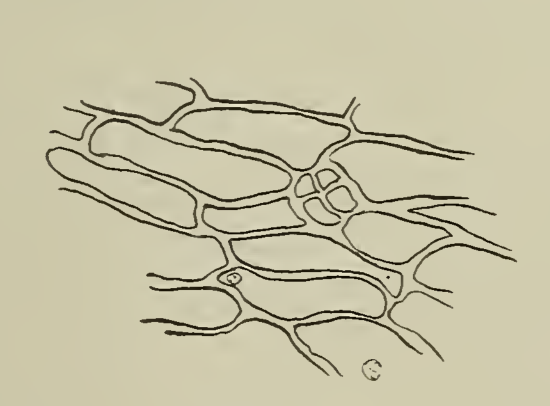


Fig. 7.
Sarracenia purpurea.
Drüse auf der Oberseite des Kotyledon
(4 Deckelzellen).



Fig. 8.
Sarracenia purpurea.
Drüse auf der Oberseite des Kotyledon
(6 Deckelzellen).

anschließt, oder es sind zwei meist kleinere (ungefähr als dreieckig erscheinende) Zellen mit vier größeren Grenzzellen. (Fig. 7 und 8.) Was diese Drüsen ausscheiden, ist nicht bekannt. Sämtliche angewandten Reaktionen auf Zucker versagten. Der Inhalt der Zellen ist körnig, gelblich gefärbt, die Kerne sind deutlich zu sehen.

Interessant ist, daß bei einer etwas abweichend gebildeten Drüse (dieselbe hat nur fünf Zellen auf der Oberfläche) an dieselbe von unten seitlich her anstoßend eine Tracheide konstatiert wurde mit leiterförmigen Durchbrechungen. (Fig. 9.) (Das Präparat wurde mit α-Naphthol in 20 % Akohol und Schwefelsäure behandelt behufs Zuckernachweis, daher mag die Durchbrechung in der Mitte der vier Drüsenzellen rühren.)

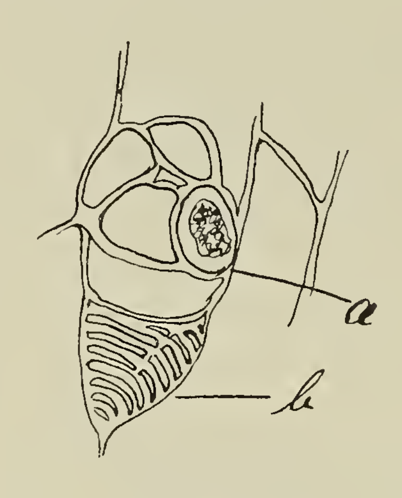


Fig. 9.
Sarracenia variolaris.
a = Drüse auf der Oberseite des Kotyledon;
b = Tracheide.

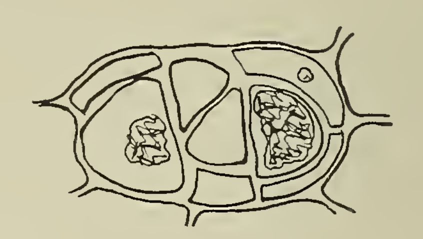


Fig. 10.
Sarracenia variolaris.
Drüse auf der Oberseite des Kotyledon (achtzelliger Deckel).

Seltener kommen auf dem Keimblatt Drüsen vor, die mehr als sechs Oberflächenzellen haben. (Fig. 10.) Auf den inneren Aufbau der Drüsen muß später zurückgegriffen werden.

Nach der Spitze des Kotyledons zu mehren sich die Spaltöffnungen; auch Drüsen finden sich, die in der Regel hier über den Gefäßbündeln liegen.

Von Cephalotus waren leider keine Keimpflanzen zur Verfügung, so daß ein Urteil, in welcher Hinsicht dieselben mit Sarracenienkeimlingen übereinstimmen resp. differieren, nicht gefällt werden kann.

Cephalotus weist bekanntlich ausgesprochene Heterophyllie auf. Es kommen einfach gebildete Blätter abwechselnd mit Kannenblättern vor. Dazwischen finden sich mannigfache Übergangsformen. (Fig. 11.)



Fig. 11.
Cephalotus follicularis.
Blatt.

Das gewöhnliche (einfache) Blatt hat einen langen Blattstiel und eine einfache elliptische Spreite mit zugespitzter Blattspitze. Der Blattstiel ist dicht behaart; Haare finden sich auch auf der Spreite. Die Haare sind einzellig, haben nach unten hin körnigen, bräunlichen Inhalt. Die das Haar an seiner Basis umgebenden Epidermiszellen ordnen sich sternförmig um dasselbe. Die Basis der Haarzelle ist etwas tiefer eingesenkt. Die obere Schicht des Haares, sowie meist mehr als die obere Hälfte desselben besteht

aus Zellulose, färbt sich rasch schön blau mit ClZnJ. Der untere innere Teil dagegen behält seine bräunliche Farbe bei. Dieser Teil erscheint um deswillen merkwürdig, da es aussieht, wie wenn zwei Haare ineinander gesteckt wären, ein kürzeres mit einer deutlich wahrnehmbaren Außenhülle und darüber ein längeres aus Zellulose bestehendes. Der obere Teil des Haares ist meist runzlich, ungleichmäßig verdreht oder gewunden. (Fig. 12.) Spaltöffnungen sind in großer Anzahl auf der Unterseite vorhanden, wenig zahlreich auf der Oberseite. Auch sie haben die gewöhnliche Form und sind in der Regel von 5—6 Epidermiszellen begrenzt. Die Epidermiszellen selbst sind rundlich mit mehr oder weniger gebogenen Seitenwänden; sie haben eine dünne Cuticula. Unter der Epidermis liegt Schwammgewebe mit großen Zellen, vielen Interzellularräumen, den Gefäßbündeln mit Stärkescheide.

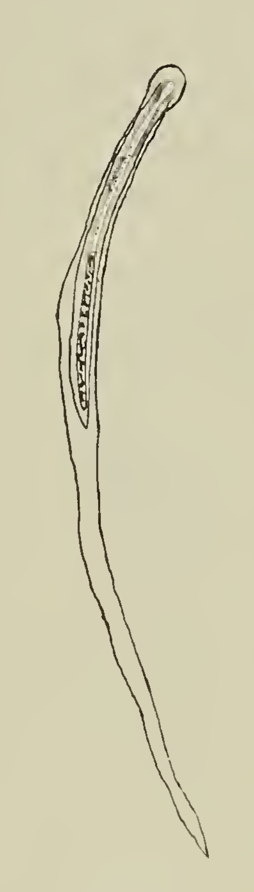


Fig. 12.
Cephalotus follicularis.
Haar vom Blatt.

Der Blattstiel ist seitlich etwas zusammengedrückt. Die Gefäßbündel im Blattstiel zeigen die gewöhnliche Anordnung. Sklerenchym ist reichlich ausgebildet. ImBlatt sind die Gefäßbündel netzartig angeordnet; sie enden meist in bedeutend erweiterte Speichertracheiden, etwa in der dritten Zellschicht von der Blattoberseite aus gerechnet.

Nebenblätter sind an dem etwas fleischig angeschwollenen Blatt nicht vorhanden.

Was die Drüsen betrifft, so finden sich solche besonders auf der Oberseite des einfachen Blattes. Sie stehen ein wenig über die angrenzende Epidermis vor, besonders die zwei Mittelzellen, daran grenzen wieder vier andere Zellen. Es sind sechszellige Drüsen (von oben gesehen!) begrenzt von meist fünf Epidermiszellen.

Die vier Grenzzellen strecken sich nach unten hin, wo sie an zwei größere Zellen sich anschließen, die blasenförmige Gestalt haben; diese letzteren zwei Zellen liegen übereinander und grenzen an das chlorophyllführende Gewebe des Mesophylls. Unterhalb der blasigen Zellen zeichnet sich noch eine Zelle durch ihren reichen Plasmainhalt aus. Dem Wesen nach sind die bei den Kotyledonen der Sarracenien beschriebenen Drüsen gleich gebaut, und auch die noch zu erwähnenden „Sarraceniadrüsen" unterscheiden sich davon nur in ganz geringem Maße. Die angewandten Reaktionen behufs Nachweis, ob Zuckerausscheidung vorhanden ist, versagten auch hier.

Mit Fehlingscher Lösung behandelte Drüsenzellen zeigten eine rotbraune Färbung, die aber keine Ähnlichkeit mit der Farbe bei deutlichem Nachweis von Zucker hatte. Die anliegenden Zellen färbten sich nicht, oder erst nach längerer Einwirkung.

Die bei den Sarracenien, z. B. *S. flava,* vorkommenden einfacher gebauten Blätter sind mit den einfachen Blättern von Cephalotus nicht zu vergleichen. Denn dort handelt es sich unzweifelhaft um Hemmungsbildungen, hier um Blätter, die noch keinerlei Anlage zur Ausbildung von Kannen zeigen.

Übergänge vom einfachen Blatt zum Kannenblatt sind nicht selten; so lag z. B. ein solches Blatt vor, wo statt einer Kanne ein becherförmiges oben offenes Organ sich gebildet hat.[1] (Fig. 13.)





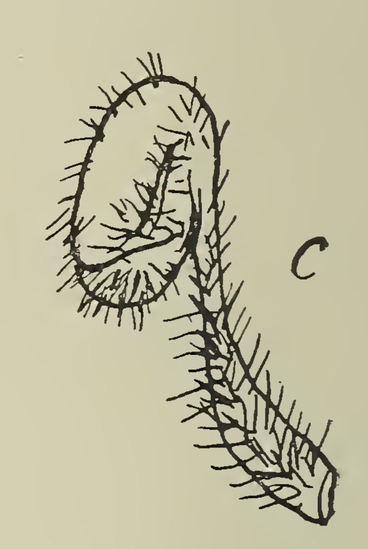


Fig. 13.
Cephalotus follicularis.
Blatt (ausgewachsen).
a = von der Seite;
b = von der Rückseite gesehen;
c = Kannenblatt, sehr jung.

Besseres Material zum Vergleichen bieten uns die Schlauch- resp. Kannenblätter von Sarracenien und Cephalotus.

Es sei zunächst auf das hingewiesen, was Goebel über den Bau des Schlauchblattes bei Sarracenien angibt.[2])

Er unterscheidet im Schlauchblatt vier Zonen:

1. den inneren Teil des Deckels; diese Zone trägt einzeln stehende lange nach abwärts gerichtete Haare und namentlich in ihrem unteren Teile Honig absondernde Drüsen.
2. Darauf folgt die Gleitzone. Dieselbe besteht aus Zellen mit dachziegelig angeordneten, nach unten gerichteten Vorsprüngen, dazwischen liegen Drüsen.
3. Der nächste Abschnitt bildet die Reusenzone mit langen, ebenfalls nach unten gerichteten Haaren. Auch in diesem Teile finden sich noch Drüsen.
4. Die vierte Zone nimmt das untere Schlauchende ein, das nur eine glattwandige Epidermis zeigt. Haare und Drüsen fehlen hier gänzlich.

Die Zonen sind übrigens meist nicht scharf voneinander getrennt, sondern gehen allmählich ineinander über. Bei älteren Schlauchblättern ist zwar das Verhältnis im großen und ganzen noch dasselbe, aber die Gleitzone ist bedeutend geringer an Umfang,

---

[1]) Vergl. Hamilton, der eine schlechte Abbildung gibt!
[2]) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. p. 88 ff.

ja sie reicht nicht einmal ringsherum. Bei solchen älteren Blättern sind übrigens die einzelnen Zonen leicht mit dem bloßen Auge zu unterscheiden. Auch Fener[1]) hat nach dem Vorgang Goebels diese Einteilung in vier Zonen beibehalten. Seine Untersuchungen erstrecken sich besonders auf die nektarabsondernden Drüsen der Deckelunterseite und des Schlaucheingangs, die Entwickelung der Reusenhaare des Schlauchinnern und auf das blinde Schlauchende.

Die Nektardrüsen der Deckelunterseite sind hervorgegangen aus einer einzigen Epidermiszelle, die sich zunächst papillenartig vorwölbt und dann durch eine der Blattfläche parallele Membran in eine obere und untere Zelle differenziert. Die untere Zelle bildet die Basalzelle der Drüse, die obere teilt sich wieder und wird zur (oberflächlich sichtbaren) eigentlichen Drüse; es tritt zunächst eine senkrechte Membran auf; dadurch entstehen zwei nebeneinander liegende Köpfchenzellen, von denen jede wieder durch eine zur Blattoberfläche senkrechte, auf der vorgenannten Teilungsebene ca. rechtwinkelig stehende Wand in je zwei Zellen geteilt wird; diese vier Drüsenzellen wachsen mit den angrenzenden Epidermiszellen weiter, es entsteht in der Mitte ein Grübchen und durch weitere Teilung dieses ,,Drüsenbecherchens" durch horizontale Wände wird die Vierzahl zu einer Achtzahl.[2]) Entweder bilden nun infolge weiteren Wachstums die oberen vier Zellen den Becherrand, oder es beteiligen sich auch die vier mittleren Zellen an dessen Bildung, in welch letzterem Falle die Becherhöhlung tiefer wird.

Auch der Fall wird von Fener angeführt, daß einzelne Randzellen sich vertikal teilen und so ein Randkranz von 5—8 Zellen entsteht. Es finden sich auch Formen, welche aus nur vier Randzellen, zwei Mittelzellen und der einen Basalzelle zusammengesetzt sind. An älteren Blättern sind die Membranen zwischen der Mittelschicht und der Basalzelle häufig verdickt. Mit zunehmendem Alter wird die ganze Drüse durch Kutinisierung der nach außen liegenden Zellwände allmählich gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt.

Daß die Drüsenzellen reichlichen Plasmainhalt haben und große Zellkerne aufweisen, kann nicht besonders auffallend erscheinen, so wenig, wie wenn Fener angibt, daß bei Drüsen von alten Blättern die Basalzelle viel weniger Cytoplasma und Kerne von geringerer Größe besitzt.

Die Ausscheidung der Drüsen besteht in einer süßschmeckenden Substanz, die sich in den Grübchen ansammelt, wie Fener, vor ihm schon Goebel und andere angeben. Daß es süße Ausscheidungsprodukte sind, ist durch den Geschmack leicht nachweisbar. Alle angewandten Reagentien behufs Zuckernachweis versagten aber.

Die Haare der Deckelunterseite sind einzellig, sie haben stark verdickte Wände; auffällig ist die starke Membranverdickung

---

[1]) Flora. Bd. 93. 1904. p. 351 ff.
[2]) Fener a. a. O. Tafel IX. Fig. 35.

der Innenseite der Epidermiszelle, die sich zu dem Haare ausgebildet hat; die Zahl der angrenzenden Epidermiszellen ist regelmäßig sechs; diese Epidermiszellen stehen mit spaltförmigen Durchbrechungen mit dem eingesenkten Teil der Haarzelle in Verbindung.

Abweichend von dem Ergebnis der Untersuchungen Feners fanden sich bei den von mir untersuchten Arten *S. purpurea*, *S. Chelsoni*, *S. variolaria* etc. besonders häufig Drüsen mit sechs Zellen auf der Außenseite, mit darunter liegenden meist vier Mittelzellen und einer großen oder zwei kleinen Basalzellen. Die von Fener erwähnten Drüsenköpfchen mit vier Zellen kamen weniger häufig vor. Solche Drüsen mit sechszelligen Köpfchen finden sich auch gar nicht selten auf der Außenseite des Deckels, wie sie auch an anderen Organen der Sarracenien nicht selten sind.

Drüsen, wie sie Goebel von *Darlingtonia californica* beschrieben und abgebildet hat[1]), fanden sich bei Sarracenia nirgends vor.

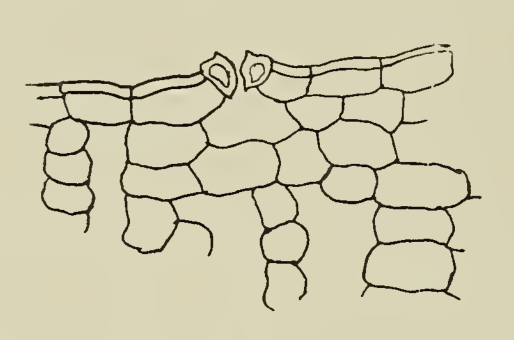


Fig. 14.
Sarracenia purpurea.
Spaltöffnung.

Spaltöffnungen finden sich sowohl auf der Innen- wie Außenseite des Deckels; sie sind einfach gebaut und haben keine Nebenzellen. (Fig. 14.) Dieselben führen auf der Außenseite des Deckels in eine ziemlich kleine Atemhöhle, während auf die Schließzellen der Spaltöffnungen der Innenseite des Deckels eine ziemlich große Atemhöhle folgt.

Die Epidermis des Deckels ist zusammengesetzt aus Zellen mit nur wenig gebogenen Zellwänden auf der Außenseite, viel mehr gekrümmt sind die Wände der Epidermiszellen auf der Innenseite des Deckels (*Sarr. purp.*). Zwischen Epidermis der Innen- und Außenseite des Deckels lagert schwammiges Zellgewebe mit vielen großen Interzellularräumen. Das Gefäßbündel besteht aus Gefäßen mit Spiralverdickungen, vielen Tracheiden, die leiterförmig durchbrochen sind; nach außen findet sich ein Siebteil mit Geleitzellen. Das Ganze ist nach der Epidermis der Innen- und Außenseite des Deckels mit einer etwa halbmondförmig angeordneten Schicht von Sklerenchymzellen eingefaßt und mit einer Stärkescheide umgeben. (Fig. 15.)

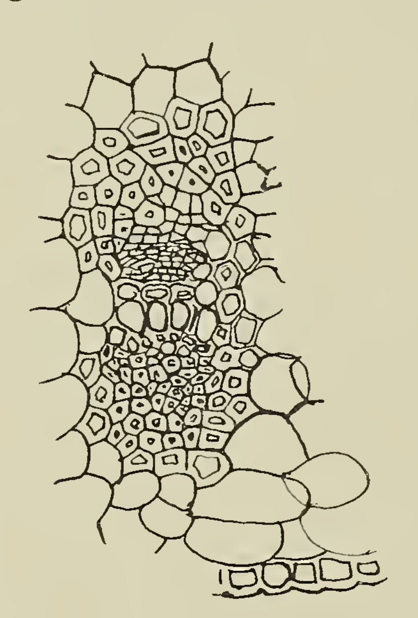


Fig. 15.
Sarracenia purpurea.
Gefäßbündel aus dem Schlauchblatt (Deckel).

Die Gleitzone besteht aus Zellen, die eigentümliche Vorsprünge aufweisen; es ist nämlich die Oberseite dieser Zellen

[1]) Goebel, a. a. O., Tafel XXII, Fig. 12.

zapfenförmig vorgewölbt; diese Vorwölbungen sind nach abwärts gerichtet und eigentümlich fein längsgefältelt. Diese Zapfen zeigen dachziegelartige Anordnung. (Fig. 16.) Dazwischen liegen wieder Drüsen, die nicht sehr weit vorragen und entweder vier Zellen oder deren sechs auf der Flächenansicht wahrnehmen lassen. Mit Chlorzinkjod geben die Vorwölbungen der Zellen keine Zellulosereaktion. Nur die nach innen liegende Wand färbt sich blau.

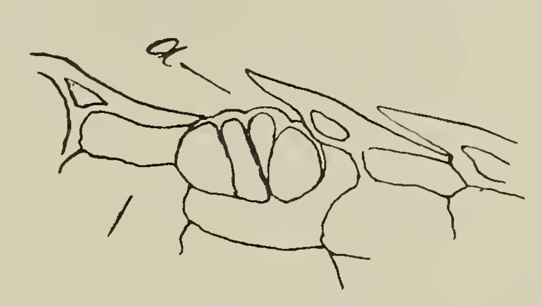


Fig. 16.
Sarracenia purpurea.
Zellen aus der Gleitzone des Schlauchblattes.
a = Drüse.

In der Reusenzone ist charakteristisch, daß die Innenepidermis mit nach abwärts gerichteten Haaren dicht besetzt ist. In jungen Schläuchen sind diese einzelligen Haare von solcher Länge, daß sie ein ziemlich dichtes Gitter mit nach unten gerichteten Spitzen bilden. Es bleibt zwischen den Haaren aber immerhin noch so viel Zwischenraum, daß kleine Insekten durchpassieren können. Haben sie die Reusenregion aber hinter sich, so verhindern die ihnen entgegenstarrenden spitzen Enden der Haare ein Aufwärtskriechen.

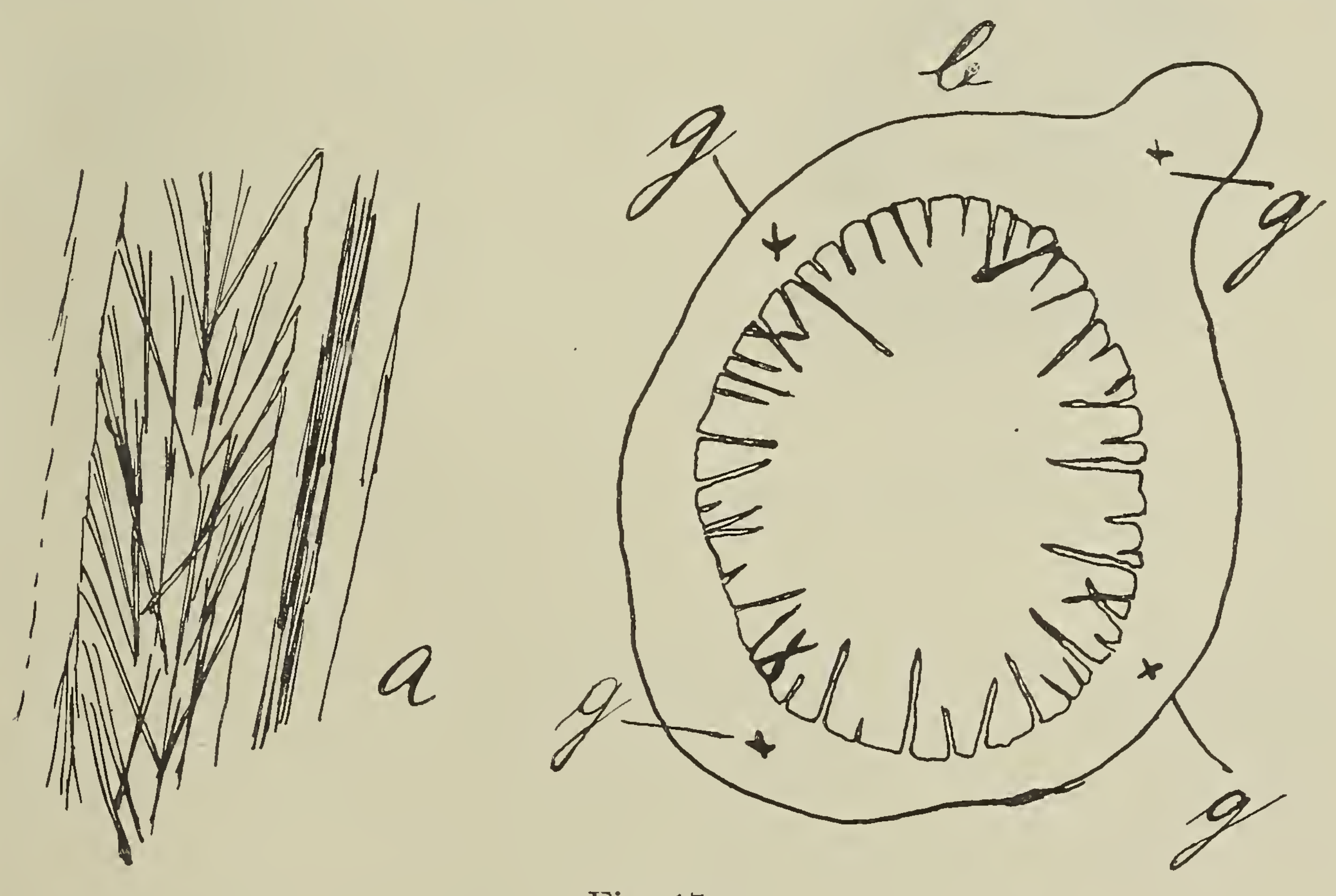


Fig. 17.
Sarracenia purpurea.
Längsschnitt durch ein ganz junges Blatt.
a = Reusenzone mit langen Haaren;
b = Querschnitt;
g = Gefäßbündel.

In älteren Schläuchen erreichen die Haare an Länge nicht einmal mehr die Mittelachse des Hohlraumes des Schlauches; dennoch ist den eingedrungenen Insekten auch durch sie wegen ihrer Stellung ein Entrinnen kaum möglich. Die Haare sind dünn, in eine feine

Spitze auslaufend. Die feine Fältelung, wie sie die hakenförmigen Vorsprünge in der Gleitzone zeigen, findet sich bei diesen Haaren nicht. (Fig. 17 a und b.) Zwischen den Haaren sind vierzellige, etwas über die angrenzenden Epidermiszellen vorragende Drüsen und ziemlich viele Spaltöffnungen von gewöhnlichem Bau. Gleit- und Reusenzone gehen allmählich ineinander über. Daß auch junge Schläuche mit langhaariger Reusenzone schon Insekten fangen, ist zweifellos. Ja schon im ersten Schlauchblatte finden sich Insektenleichen.

Die Absorptionszone, d. i. der unterste Teil des Schlauchinnern, zeigt schon bei ganz jungen Schlauchblättern Zellen mit glatter Oberfläche, aber eigentümlich körnigem, gelblichbraun gefärbtem, reichlichem Inhalt, neben anderen, die nichts Auffallendes zeigen. (Fig. 18.) Die Zellen, die nur ein wenig über dem blind geschlossenen Schlauchgrunde die Höhlung auskleiden,



Fig. 18.
Sarracenia purpurea.
Grund des Schlauchblattes einer sehr jungen Pflanze.

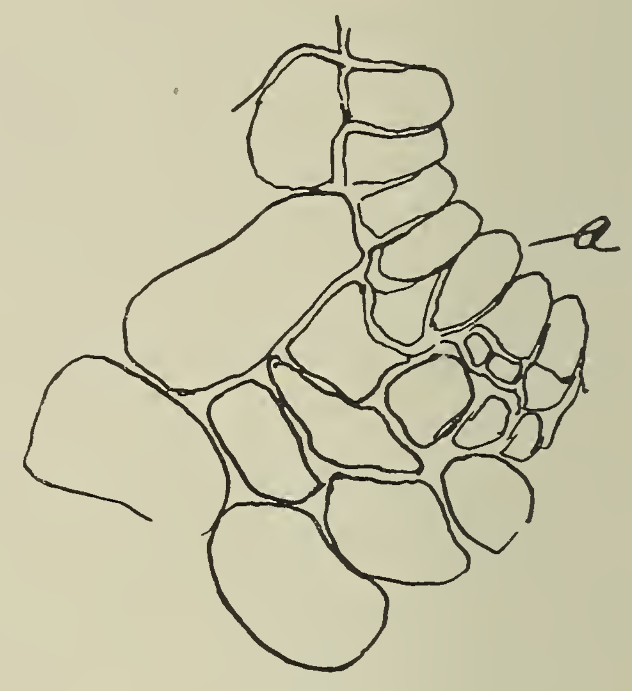


Fig. 19.
Sarracenia purpurea.
Absorptionszone (Querschnitt).
a = etwas ins Lumen des Schlauchblattes vorgewölbte Zellen.

wölben sich ein wenig ins Innere des Schlauches vor. Unter diesen Epidermiszellen kann man Zellkomplexe wahrnehmen, die aus kleinen Zellen mit stärker gequollenen Wänden bestehen. (Fig. 19.) Sonst sind die Zellen des Schwammgewebes von ziemlich beträchtlicher Größe. Am Grunde des Schlauchinnern fand sich gewöhnlich eine schleimige, glänzende, zähe Flüssigkeit.[1])

Der der Mittelachse der Pflanze zugewendete flügelartige Ansatz am Schlauchblatte außen wird meist von einem, selten

---

[1]) Fener beobachtete schon, daß diese Epidermiszellen durch Tüpfel miteinander in Verbindung stehen, was leicht nachweisbar ist. Die Epidermiszelle am Grunde fand er durch Leisten von Zellulose in kleinere Abschnitte zerlegt, bei ausgewachsenen Blättern bilden diese Leisten ein förmliches Netz, der frühere einzige Kern ist dann in Teilkerne zerfallen, so daß jede Nische der Zelle einen solchen enthält. Fener bezeichnet diese Zelle als „typische" Drüsenzelle, eine Ansicht, der ich mich auf Grund meiner Untersuchungen voll anschließe.

mehreren Gefäßbündeln durchzogen; außerdem finden sich im Schlauche noch mindestens drei stärkere, durch die Länge des Blattes verlaufende Nerven, die eine Menge von Seitennerven aussenden, die sich wie die Hauptnerven in ungefähr paralleler Richtung, nachdem sie eine Strecke weit seitlich verlaufen sind, anordnen.

Das Schlauchblatt von Sarracenia sitzt mit stark verbreiteter Basis dem Rhizom auf; zwischen der Anheftungsstelle und dem Beginn der Schlauchhöhlung findet sich ein mehr oder weniger langer Stiel. Der flügelartige Anhang beginnt schon auf diesem Stiel, wird aber allmählich breiter, erreicht seine größte Breite ungefähr in der Mitte (des ganzen Schlauchblattes) und nimmt nach oben hin allmählich an Breite ab, so daß er sich da verliert, wo er den etwas nach außen umgestülpten Schlauchrand erreicht.

Auf dem Querschnitt des Blattstieles erkennt man eine einschichtige Epidermis aus kleinen Zellen mit verdickten Zellwänden, dann kommt nach innen ein Schwammparenchym mit vielen Interzellularen, die nach der Mitte zu an Größe bedeutend zunehmen. Dazwischen liegen die Gefäßbündel, und zwar ein Kreis von solchen; innerhalb dieses Kreises sind im Gewebe noch vier bis fünf einzeln liegende Bündel eingebettet.

Was die Anordnung der einzelnen Teile anbelangt, so liegt wie gewöhnlich nach außen der Siebteil mit Siebröhren und Geleitzellen, dann folgt der Gefäßteil mit größeren und kleineren Spiralgefäßen und zahlreichen Tracheiden. Dazwischen finden sich 1—3 Schichten von zusammengedrückten (Kambium-) Zellen. Die Gefäße sind verholzt.

Das ganze Gefäßbündel ist nach innen und außen von einem etwa halbmondförmigen Sklerenchymgewebe begrenzt, auch seitlich liegen Sklerenchymzellen, dazwischen große Durchlaßzellen mit dünnen Wandungen. Die Stärkescheide um das ganze Gefäßbündel ist deutlich ausgebildet. Nach Fener sollen im „Flügel" die Verhältnisse umgekehrt liegen; Siebteil innen, Gefäßteil außen; ich fand diese Angaben nirgends bei meinen Untersuchungen bestätigt, sondern immer auch im Flügel den Siebteil außen, den Gefäßteil innen zuliegend.

Daß zwei Gefäßbündel eine gemeinsame Sklerenchymschicht und eine gemeinsame Stärkescheide besitzen, ist nicht selten zu finden. Zwischen den einzelnen im Kreise angeordneten Gefäßbündeln ist Parenchymgewebe von schwammiger Struktur eingelagert; dasselbe (wie auch sonst das Parenchymgewebe) enthält sehr viele große Stärkekörner; sie sind meist einfach, exzentrisch geschichtet.

Spaltöffnungen sind auf dem Stiel nicht selten. Gerbstoff ist besonders in den Epidermiszellen nachweisbar; Stärke findet sich in ihnen nicht oder nur wenig.

Vergleichen wir mit dem Sarraceniablatt das Kannenblatt von *Cephalotus follicularis.*

Schon Goebel erwähnt ausdrücklich in seinen Pfl. Schild. II, p. 110 ff. (vergl. Fig. 27 a. a. O.), daß die Schläuche von Cepha-

lotus und Nepenthes eine gewisse Ähnlichkeit haben in bezug auf ihr Äußeres.

Zwischen dem einfachen und dem vollständig ausgebildeten Laubblatt kommen bei Cephalotus auch Mittelformen vor. Diese entstehen offenbar dadurch, daß eine Schlauchblattanlage auf einem früheren oder späteren Stadium der Entwickelung sich laubblattartig ausbildet, statt sich normal weiter zu entwickeln.

Entwickelungsgeschichtlich stellt das Kannenblatt hier wie bei Nepenthes eine Einstülpung der Blattoberseite, der Deckel eine Wucherung derselben dar. Die Blattspitze nimmt aber bei Nepenthes an der Schlauchbildung keinen Anteil, wohl aber wird sie bei Cephalotus in dieselbe einbezogen.[1]) Auch wird bei Nepenthes die obere der beiden Wucherungen der Blattfläche zum Deckel, bei Cephalotus dagegen ist dieser hervorgegangen aus einer Wucherung, die der Blattbasis nahe liegt. Die Kanne ist also ursprünglich nach oben, der Deckel nach unten gerichtet, erst durch das Zurückbiegen der Kanne wird die normale Lage erreicht, daß die Kanne nach unten sich richtet, der Deckel nach oben steht. Vergleicht man an einer fertigen, normal stehenden Kanne von Cephalotus den Verlauf der Nervatur, so zeigt auch diese die Entstehung der Kanne in obiger von Goebel festgestellten Weise noch an. Da wo der Blattstiel der Kanne ansetzt, verzweigt sich das Gefäßbündel in drei starke Nerven, die infolge weiterer Verästelung dann den ganzen eigentlichen Kannenteil durchziehen. Diese Dreiteilung beginnt ein wenig unterhalb der Ansatzstelle des Deckels gleich da, wo die Kanne an den Blattstiel ansetzt; die Nerven verlaufen auf der Rückenseite der Kanne, die der Blattunterseite entspricht. Der Blattstiel selbst ist dicht behaart.

Die Kannen haben drei Flügelleisten, die entstanden sind durch nachträgliche Wucherungen der Kannenaußenseite; die eine verläuft von der Kannenöffnung in der Mittellinie des Schlauches bis zur Basis der Kanne.

Die zwei seitlichen Leisten ziehen schräg nach hinten, keilen sich allmählich aus und sind mit der Mittelleiste durch eine Haarlinie verbunden. Auf der Mittelleiste breiten sich nach beiden Seiten mit langen Haaren besetzte Flügel aus. Die Kannen sind prachtvoll gefärbt, besonders zeigt der obere und äußere Kannenteil auf gut entwickelten Exemplaren tief purpurrote Farbe. Auffallend ist namentlich der Deckel. Wie bei den Sarracenien bezeichnet er gleich einer aufgesteckten Fahne den Eingang zum Schlauch. Der Deckel ist ebenfalls prächtig rot gefärbt und weist wie der Deckel von einigen Sarracenienarten (besonders *Sarr. variolaris*) fensterartig durchscheinende Stellen auf, die unregelmäßig verteilt sind und oft zu größeren Streifen zusammenfließen; das Gewebe daselbst ist sehr locker und hat große Interzellularräume. Die den Deckel durchziehenden Nerven lassen besonders viele Tracheiden erkennen, die sich gegen die Epidermisschicht hin meist bedeutend erweitern, nachdem sie nicht selten

---

[1]) Goebel a. a. O. II. p. 111.

schon vorher bauchig angeschwollen sind. Sie endigen in der Regel unter der dritten oder vierten Zellreihe. (Fig. 20.)

Spaltöffnungen finden sich auf dem Deckel häufig, nicht selten tritt eine Tracheide nahe an die Atemhöhle heran. Auf den durchscheinenden Stellen sind die Spaltöffnungen seltener vorhanden.

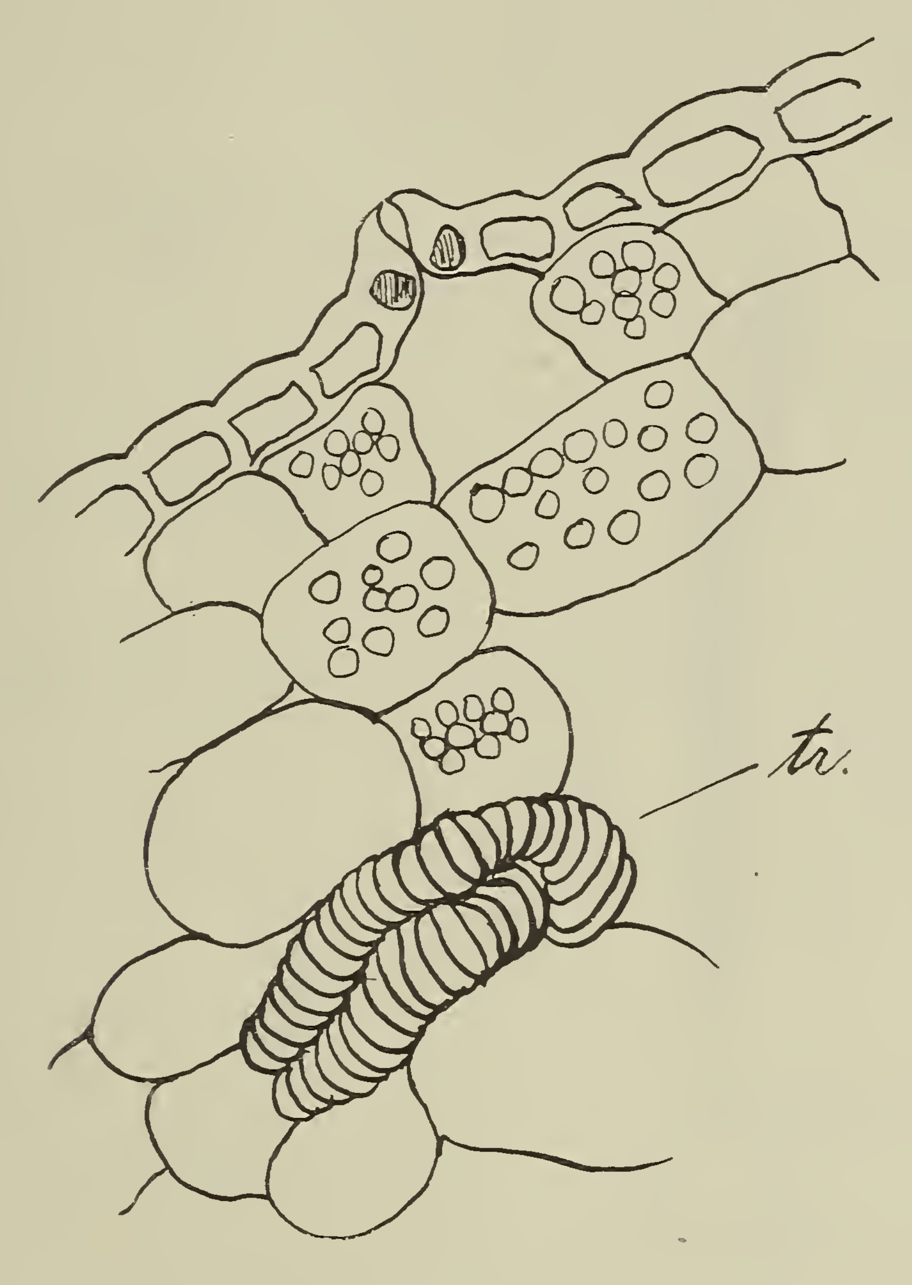


Fig. 20.
Cephalotus follicularis.
Spaltöffnung mit Atemhöhle. *tr* = Tracheide.

Die nicht durchscheinenden Stellen sind mit Borstenhaaren besetzt. Dieselben haben an der Basis eine dicke Cuticula, die sich als dünnes Häutchen über das ganze Haar hinzieht. Der obere Teil der älteren Haare ist immer stark mit Zelluloseschleim angefüllt. Bei jungen Haaren fehlt die charakteristische Reaktion auf Zelluloseschleim mit Chlorzinkjod; im unteren Teile findet man körnigen, bräunlichen Inhalt. Die Haare sehen aus, als ob über ein inneres kürzeres ein längeres gestülpt wäre. (Fig. 21.)

Die Epidermis der Deckelaußenseite ist aus flachen Zellen mit gewellten Seitenwänden gebildet. Es finden sich Drüsen von dem sogenannten „Sarraceniatypus", auf der Oberfläche gesehen zwei mittlere Zellen mit verdickten Wänden, umgeben von vier Grenzzellen. Nach innen zu folgen noch zwei weitere Zellen;

manchmal grenzt diesen noch eine keilförmig ins Schwammgewebe eindringende untere Zelle an. (Fig. 22.)

Es fehlen diesen Cephalotusdrüsen nur die Zellen des Mittelstockwerks der eigentlichen Sarraceniadrüsen. Diese Drüsen ragen nur wenig über die Epidermiszellen empor. Übrigens kommen derlei ganz ähnlich gebaute Drüsen auf der ganzen Kannenoberseite verstreut vor; ja selbst auf dem Kannenstiel kann man sie beobachten. Nicht selten endigen in der Nähe der innersten Zelle der Drüsen erweiterte Tracheiden.

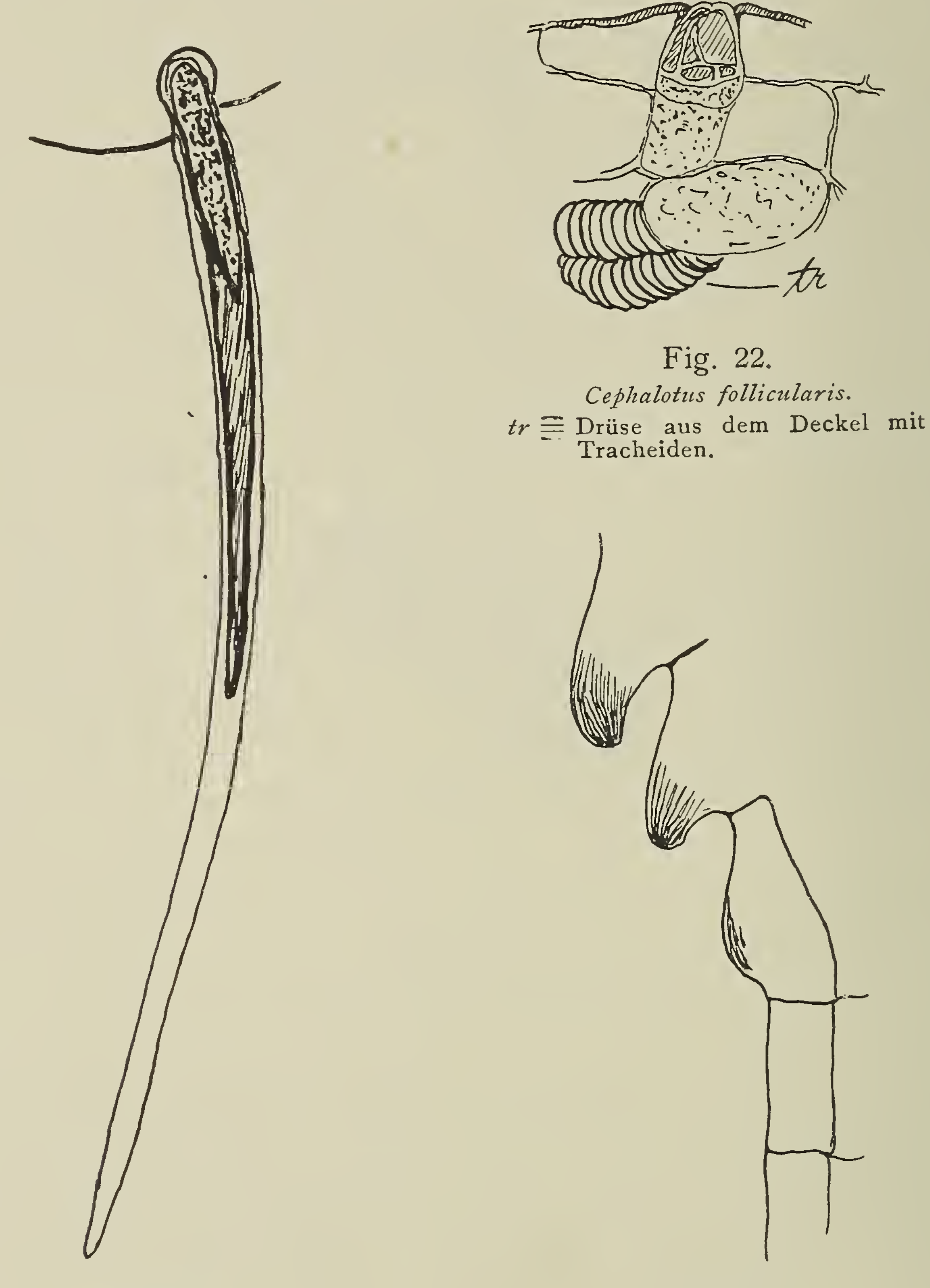


Fig. 22.
Cephalotus follicularis.
tr = Drüse aus dem Deckel mit Tracheiden.

Fig. 21.
Cephalotus follicularis.
Haar auf dem Deckel.

Fig. 23.
Cephalotus follicularis.
Zellen aus der Deckelunterseite.

Die Unterseite des Deckels ist wie bei Sarracenia als Gleitfläche ausgebildet. Die Zellen zeigen (wie bei Sarracenia) nach unten gerichtete kurze konische Vorwölbungen, sie sind wie dort dachziegelartig angeordnet, die Zapfen sind ganz ähnlich gefältelt;

auch hier liegen zwischen den Zellen kleine Drüsen. (Fig. 23.) Wie bei Sarracenia hat der Deckel auch bei Cephalotus innen einen eigentümlich irisierenden Glanz. Die Schlauchmündung ist bei Cephalotus etwas anders gestaltet als bei Sarracenia; dort ist der Rand des Schlauches nach außen gebogen, bei Cephalotus finden wir ein kragenartiges Gebilde. Dieser Kragen trägt oben eine Reihe von Leisten, die sich von außen nach innen fortsetzen und dort in einem nach innen und unten gerichteten Haken endigen. Die Reihe der Leisten beginnt da, wo der Deckel ansetzt und zieht sich im ganzen Umkreis der Kannenmündung herum. Dabei vergrößern sie sich, je mehr sie der Mitte sich nähern und nehmen dann wieder an Größe allmählich ab, so daß die größte Leiste oberhalb des Mittelflügels der Kanne sich vorfindet. Auf diesen Leisten sind merkwürdig viele Drüsen von der bekannten oft schon erwähnten Art („Sarraceniatypus"), dazwischen reichliche Spaltöffnungen. Auch zahlreiche Tracheiden verlaufen im inneren Gewebe.

Die Innenfläche des Kragens ist nur als Gleitfläche ausgebildet, der Kragen selbst bildet nach unten einen Vorsprung (Kragenfalte); auch hier sind die Elemente der Gleitfläche zu sehen: zapfenförmige, nach unten gerichtete Zellausbuchtungen, dazwischen Drüsen und Spaltöffnungen. Die Drüsen sind zum Teil so gebaut, wie es schon bei den auf der Innenseite des Deckels vorkommenden geschildert wurde (von oben gesehen 6-zellig, nach innen zwei anstoßende untere Zellen), teils finden sich auch andere Typen von Drüsen. Es wurden auch solche beobachtet, welche zwar sechs äußere, aber nur eine einzige innere Zelle aufwiesen. (Fig. 24.) Merkwürdiger waren aber solche Drüsen, welche nur zwei oberflächlich etwas emporragende Zellen hatten. Dieselben sind, seitlich gesehen, kugelförmig mehr oder weniger spitz nach der Oberfläche zulaufend gestaltet, bilden (nach oben) ein kleines Grübchen, da wo die inneren Wände aneinanderliegen; an die breite Basis dieser zwei Zellen schließen sich zwei kleinere nach innen spitz zulaufende Zellen an; diese vier Zellen haben große Zellkerne; die Wände sind stark verdickt und kutinisiert. An die zwei Basalzellen grenzen merkwürdige blasenförmig aufgetriebene Zellen mit reichlichem Plasma und vielen lichtbrechenden Körperchen im Plasma eingelagert. Diese beiden Zellen haben dünne Zellwände, die mit Chlorzinkjod sich schön blau färben. Die ganze Drüse löst sich bei Einwirkung von Schwefelsäure häufig völlig aus dem angrenzenden Gewebe los. Der Inhalt der kutinisierten Zellen ist körnig und glänzend. (Fig. 25 und 26.)

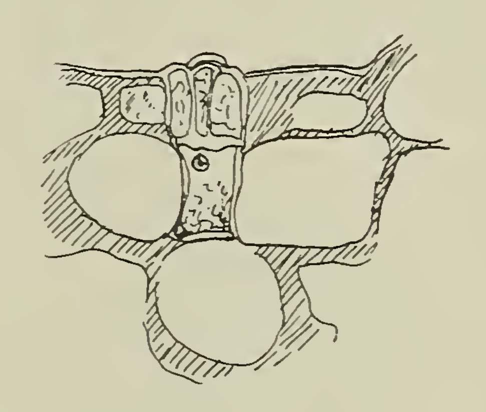


Fig. 24.
Cephalotus follicularis.
Drüse aus der „Kragenfalte".

Unter der Epidermisschicht des Kragens findet sich zunächst eine Lage von regelmäßig rechteckigen Palisadenzellen mit reichlichem Plasmainhalt, darunter wieder lockeres Schwammgewebe. Die eingelagerten Gefäßbündel haben auch in diesem Teile eine Stärkescheide.

Den unterhalb des Kragens liegenden Teil der Cephalotuskanne grenzt Goebel[1]) in drei verschiedene Regionen ab.

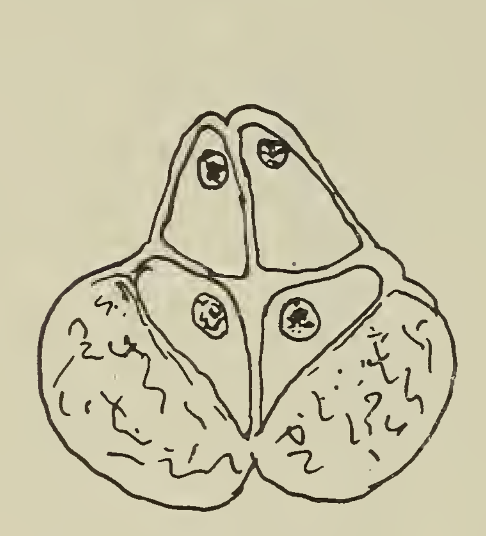


Fig. 25.
Cephalotus follicularis.
Drüse seitlich gesehen.

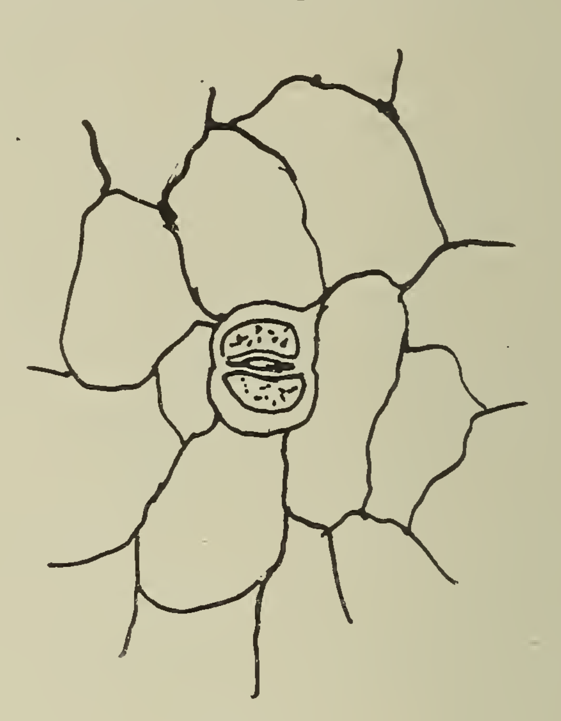


Fig. 26.
Cephalotus follicularis.
Drüse (Fig. 25) von oben gesehen.

Die Mittelregion der Kanne ist ausgezeichnet durch zahlreiche Drüsen (mit Ausnahme des obersten, unter dem Kragen liegenden Stückes); sie ragen kaum über die Oberfläche der Kanne hervor und sind gegen das umgebende Gewebe durch eine verkorkte Wand abgegrenzt. Sie bestehen aus einem Bauchteil und einem bedeutend engeren Halsteil. (Fig. 27.) Der Bauchteil besteht aus unregelmäßig vieleckigen Zellen, die Zahl derselben ist sehr verschieden, meist nicht gering; die Zellen des Halsteiles sind ca. rechtwinkelig zur Kannenwand gestreckt; ihre Zahl variiert ebenfalls. Alle Zellen, sowohl des Hals- wie des Bauchteiles, haben große Kerne und reichlichen Inhalt. Goebel gibt an, daß die ganzen Drüsen gegen das umgebende Gewebe durch eine verkorkte Wandung abgegrenzt sind, so daß sie keine „Digestionsdrüsen" sein können. Das trifft für Drüsen aus ausgewachsenen Kannen auch zu. Untersucht man aber solche (schon ausgebildete)

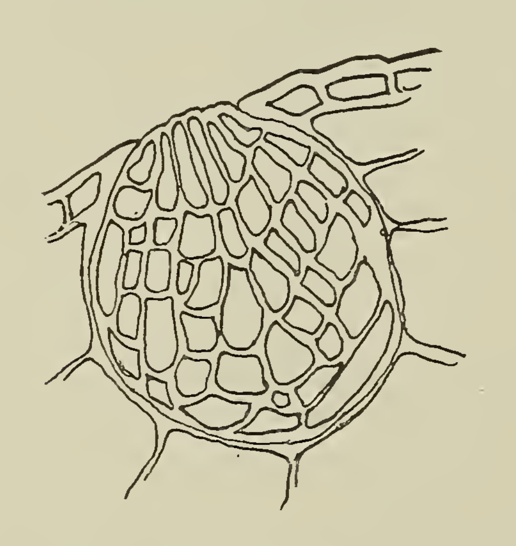


Fig. 27.
Cephalotus follicularis.
Drüse aus dem Grund der Kanne (längs durchschnitten).

[1]) a. a. O. p. 113.

Drüsen in jungen Kannen, so findet man, daß hier ein völliger Abschluß durch Verkorkung gegen das angrenzende Gewebe noch nicht eingetreten ist. Ja man findet auch in älteren Kannen noch bisweilen in den äußeren Schichten dieser Drüsen Zellen, deren Wände noch deutliche Zellulosereaktion aufweisen, also gleichsam als Durchlaß- oder Verbindungszellen mit dem angrenzenden Gewebe bezeichnet werden können. Als Übergangsstadien könnte man den Fall bezeichnen, wo eine äußere Wandschicht einer Zelle in der Mitte ihrer Fläche noch Zellulosereaktion ergibt, während die anderen Partien mehr oder weniger deutliche Verkorkung zeigen.

Wo die Halszellen aneinanderstoßen, sind ihre Wandungen bedeutend verdickt, stehen aber mit Tüpfelkanälen in Verbindung miteinander. Die dreifache Wandschicht ist deutlich wahrzunehmen. (Fig. 28.) Mit Immersion läßt sich eine deutliche sehr feine Querstrichelung der inneren Zellwände beobachten. Goebel hält diese vielzelligen Drüsen für nichts anderes als eine Weiterbildung der auf der Außenseite der Kanne und der Deckelunterseite befindlichen Drüsen. „Sie gehören also ebenfalls dem Sarraceniatypus an.“ Jedenfalls haben auch die vorliegenden Untersuchungen es bestätigt, daß alle möglichen Übergangsstufen zwischen den Drüsen mit sechs Oberflächenzellen (bezw. vier) und den vielzelligen Drüsen vorkommen.

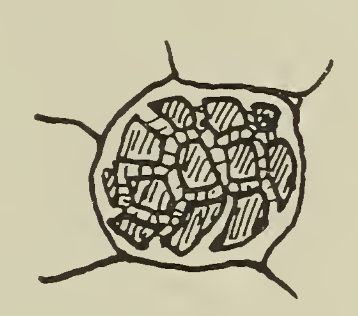


Fig. 28.
Cephalotus follicularis.
Drüse aus dem Grund der Kanne von oben gesehen.

Goebel bestreitet, daß die Drüsen, wie Maury angibt, mit Gefäßbündelendigungen in Beziehung stehen. Gewiß ist im allgemeinen eine solche Beziehung nicht vorhanden; aber es wurde doch ein Fall einer solchen Beziehung gefunden. (Fig. 29.) Auf einem Schnitte, der den unteren Teil einer solchen Drüse traf, fand sich eine solche Gefäßbündelendigung vor; dieselbe grenzte an eine Zelle der Drüse, welche (Zelle!) keine Verkorkung aufwies in der Wand, an welche die Tracheide anstieß. Sonst waren die Wände nach außen hin verkorkt. Wenn ein solcher Fall auch nur einmal beobachtet wurde, so kommt er doch, wenn auch nur ausnahmsweise, vor.

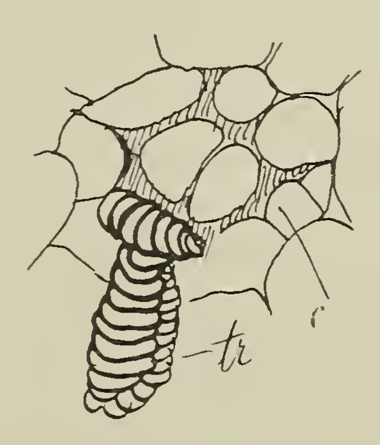


Fig. 29.
Cephalotus follicularis.
Drüse aus dem Grund der Kanne.
tr = unterer Teil mit daranstoßenden Tracheiden;
c = die schraffierten Zellwände zeigten Zellulosereaktion.

Hält man eine Cephalotuskanne (besonders Alkoholmaterial eignet sich hierzu) gegen das Licht, so sieht man im Innern der Kanne zwei seitlich gelegene Wülste durchschimmern. Sie be-

ginnen etwa da, wo außen die Mitte der seitlichen Flügel ist, und verlaufen nach unten etwas schräg nach vorn.

Die Epidermis dieser Wülste ist kleinzellig, dünnwandig, darunter liegt eine Zellschicht mit dicht aneinanderschließenden Zellen, die gelblichen körnigen Inhalt haben und Gerbstoffreaktion geben. Darunter liegt wieder Schwammparenchym mit vielen Interzellularräumen. Auch im Schwammparenchym sind Gerbstoffzellen zahlreich vorhanden. Die Gefäßbündel, die normal gebaut sind, verlaufen meist in den Schichten, wo die Zellen noch zusammenschließen. Im Schwammgewebe kommen viel weniger Gefäßbündel vor.

Auf diesen polsterartigen Wülsten finden sich besonders viele große Drüsen der Art, wie sie schon aus dem Innern der Kannen beschrieben wurden; nicht selten grenzen deren zwei oder noch mehrere dicht einander an. Was die Drüsen abscheiden, ist unbekannt; aus dem vorliegenden Material (meist Alkoholmaterial) konnte ein Schluß nicht gezogen werden. Goebel gibt an, daß er Honigtropfen nicht finden konnte, auch nicht einmal ein süßer Geschmack konnte nachgewiesen werden. Sonach würden sich diese Drüsen, wenn man sie auch als weitergebildete Drüsen vom Sarraceniatypus bezeichnen kann, doch von diesen durch ihre Funktion unterscheiden. Denn diese weisen Inhalt von süßem Geschmack auf.

Was an den Wülsten besonders auffallen muß, ist die Wahrnehmung, daß auf ihnen sich eine ungemein große Zahl von Wasserspalten vorfindet; meist liegt nur eine Zelle dazwischen, häufig liegen sie dicht nebeneinander. Untersucht man diese Wasserspalten näher, so fällt auf, daß unter der weit geöffneten Spalte sich die darunterliegende Parenchymzelle, die sehr viel Plasma und einen großen Kern hat, vordrängt. Die Zellen, welche dicht unter den Schließzellen der Wasserspalte liegen und den inneren Raum umgrenzen, sind auffallend in ihren Wandungen verdickt. (Fig. 30, 31, 32.) Der untere Teil der Kanne hat eine glatte Epidermis und keine Drüsen.

Der Blattstiel des Kannenblattes hat eine kleinzellige Epidermis mit dünner Cuticula; darunter liegt Parenchymgewebe mit rundlichen Zellen; die Gefäßbündel liegen ziemlich tief in diesem Gewebe, Sklerenchym ist reichlich vorhanden. In der Mitte folgt dann noch lockeres Markgewebe. Die Gefäße sind Spiralgefäße, die zahlreichen Tracheiden leiterförmig durchbrochen und meist sehr kurz.

Vergleicht man das Kannenblatt von Cephalotus mit dem Schlauchblatt von Sarracenia, so springt eine gewisse Ähnlichkeit ohne weiteres in die Augen. Bei beiden handelt es sich um ein schlauchartiges Gebilde mit einem Deckel; beide sind eingerichtet auf den Insektenfang und zeigen beide demgemäß eine mehr oder weniger auffallende Färbung. Auch die einzelnen Abschnitte des Schlauchblattes bei Sarracenia entsprechen den einzelnen Partien der Cephalotuskanne. Die Gleitfläche ist in ganz ähnlicher Weise bei beiden gebildet: vorspringende, nach unten gerichtete

dachziegelartig angeordnete Zellausstülpungen mit fein gefältelter Außenwand, dazwischen Drüsen, die im wesentlichen denselben Bau zeigen bei beiden Gattungen. Darauf folgt bei Sarracenia die Reusenzone; eine solche fehlt freilich bei Cephalotus. Was die in der Reusenzone befindlichen Haare für eine Aufgabe haben, nämlich das Heraufkriechen resp. -fliegen zu hindern, wird bei Cephalotus durch den eigentümlichen Kragen im Innern bewirkt. Der untere Teil des Schlauches bei Sarracenia kann wohl in Parallele gesetzt werden mit dem unteren Teil der Kanne von Cephalotus.

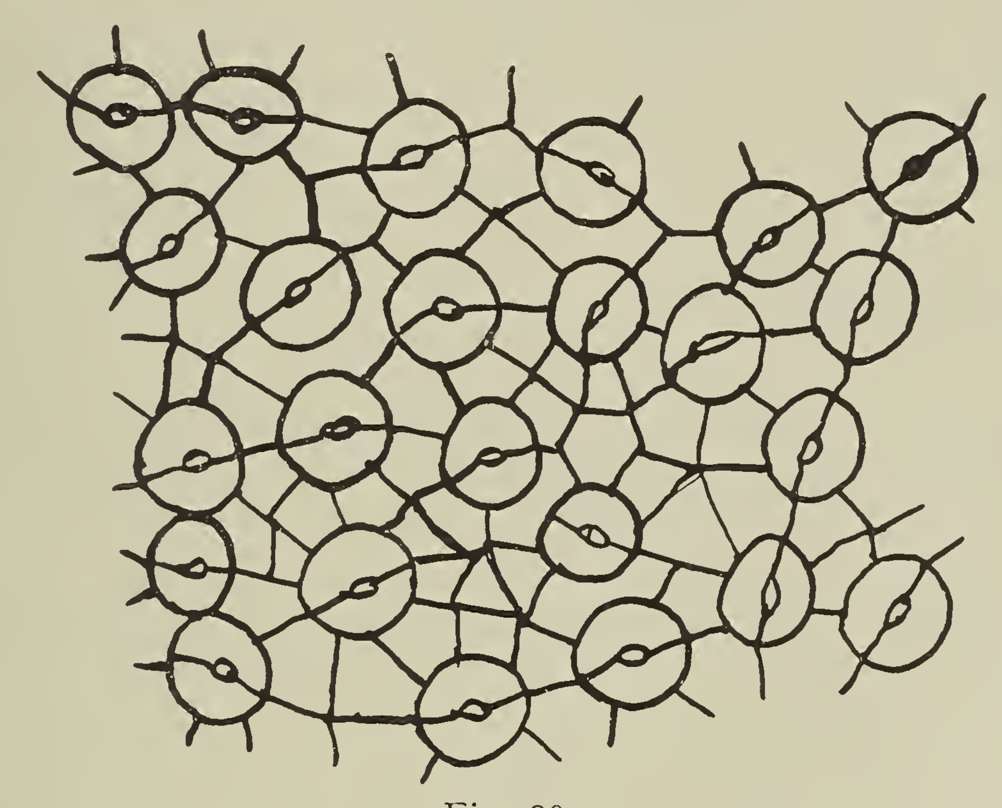


Fig. 30.
Cephalotus follicularis.
Wasserspalten aus dem Wulst der Kanne.

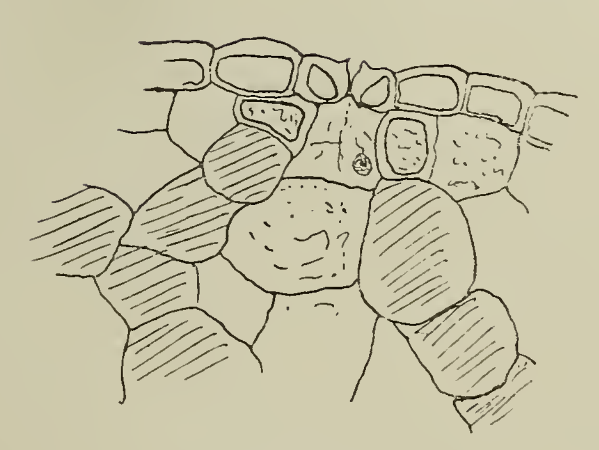


Fig. 31.
Cephalotus follicularis.
Wasserspalte aus dem Wulst der Kanne.



Fig. 32.
Cephalotus follicularis.
Die Zelle unterhalb der Schließzellen einer Wasserspalte.

Eine ganz auffallende Ähnlichkeit zeigen die Drüsen beider Pflanzen. Sieht man davon ab, daß bei den kleineren, oben von sechs Zellen begrenzten Drüsen von Cephalotus im Innern ein Stockwerk fehlt, so unterscheiden sich tatsächlich die Sarraceniadrüsen (Fig. 33 a und b) kaum von den kleineren Cephalotusdrüsen; freilich finden sich bei Cephalotus auch Drüsen anderer Art. Doch könnte man bei ihnen den Schluß ziehen, den auch

Goebel gezogen hat, daß es sich bei den großen, vielzelligen Drüsen des Cephalotus nur um eine Weiterbildung der Drüsen vom Sarraceniatypus handle.

Es sei aber hier schon bemerkt, daß die einfacher gebauten Drüsen, namentlich die oben erwähnten mit den vier Oberflächenzellen und den zwei blasigen Basalzellen doch eine auffallende Abweichung zeigen.

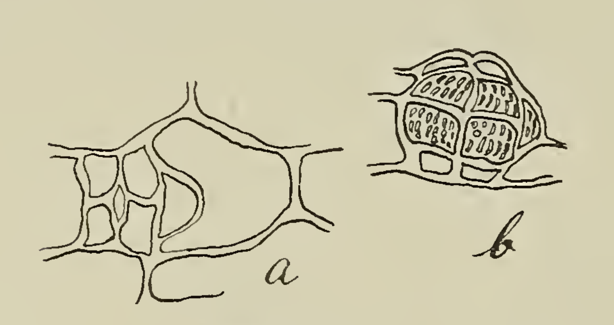


Fig. 33.
Sarracenia Chelsoni.
a = Drüse von oben gesehen;
b = Drüse von der Seite.

Abweichend von den Sarraceniaschläuchen sehen wir an der Seitenwand der Cephalotuskanne die oben beschriebenen Wülste mit den großen Drüsen und den sehr zahlreichen Wasserspalten.

Trotzdem können wir eine gewisse große Ähnlichkeit im Bau beider Arten von Schläuchen zugeben. Freilich darf nicht übersehen werden, daß die Entstehung der Schläuche bei beiden doch eine wesentlich andere ist. Bei Sarracenia entsteht nach Goebel[1]) das Schlauchblatt in der Weise, daß „nahe der Spitze der Blattanlage eine Vertiefung auftritt, die dadurch entstand, daß auf der Blattoberseite — ebenso wie bei der Bildung eines schildförmigen Blattes — eine Wucherung auftritt, welche sich an die Blattränder ansetzt . . . . . Indem dieselbe weiter wächst, gewinnt sie zunächst die Gestalt eines oben schräg abgestutzten Bechers . . . . . Man hat vielfach die Sarraceniaschläuche als ausgehöhlte Blattstiele betrachtet und in dem über den Schlauch hervorragenden Teile, der z. B. bei *S. purpurea* mächtig entwickelt ist, die Blattspreite sehen wollen. Dafür liegt kein Grund vor, und die Entwickelungsgeschichte zeigt, daß diese Bezeichnung unrichtig ist. Das Blatt von Darlingtonia hat überhaupt, wie viele andere Blätter, keinen Blattstiel; auch als umgebildete Spreite kann der Schlauch nicht bezeichnet werden, denn diese ist vom Blattgrunde her nicht abgegliedert, und zudem tritt jene oben beschriebene Wucherung etwas unterhalb der Zone auf, wo der obere (sonst zur Blattspreite werdende) Teil der Blattanlage in den Blattgrund übergeht. Es ist vielmehr an der Schlauchbildung hier die ganze Blattanlage, mit Ausschluß eines Teiles des Blattgrundes, beteiligt. Bei Sarracenia greift die Höhlung nicht so tief herunter, hier ist der Scheidenteil des Blattes von der Kanne gesondert und zwischen beiden noch eine blattstielartige Partie vorhanden, welche an der Schlauchbildung keinen Anteil nimmt und am fertigen Schlauchblatt ebenfalls leicht zu erkennen ist; sie besitzt dort T-förmigen Querschnitt, indem der Flügel auch auf sie sich fortsetzt.[2]) Nach unten ist sie dann blattstielartig verschmälert“.

---

[1]) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. p. 76.

[2]) Vergl. Macfarlane, Ann. of Bot. III, p. 260 und die Entgegnung von Bower, Ann. of Bot. IV. p. 165.

Vergleicht man mit der Entwickelungsgeschichte des Sarraceniaschlauches die der Cephalotuskanne, so scheint mir da doch ein wesentlicher Unterschied darin zu bestehen, daß hier die Kanne aus dem oberen Teil der Blattanlage, der Deckel aus der der Blattbasis nahe liegenden Wucherung entsteht.[1]) Die Verhältnisse liegen da gerade umgekehrt wie bei Sarracenia.

Auch der Umstand, daß die Cephalotuskanne einen wohl ausgebildeten langen Blattstiel besitzt, darf nicht übersehen werden. Betrachtet man selbst den unteren Teil vom Sarraceniaschlauch als wirklichen Blattstiel, so ist doch die Anheftung des Schlauches bei Sarracenia und bei Cephalotus eine bedeutend andere. Goebel selbst findet die Entwickelungsgeschichte der Schlauchblätter des Cephalotus „ganz ähnlich" derjenigen von Nepenthes, „d. h. der Schlauch stellt — roh bezeichnet — auch hier eine Einstülpung der Blattoberseite, der Deckel eine Wucherung derselben dar".[2])

Ob man die Ausbildung von zweierlei Arten von Blättern bei Cephalotus, einfachen und Kannenblättern, nicht auch als wesentliches Unterscheidungsmerkmal ansehen will, möge dahingestellt bleiben. Jedenfalls dürfte man die einfachen Blätter bei Cephalotus nicht als Hemmungserscheinungen wie die von Goebel angeführten „Sommerblätter" von *Sarr. flava* erklären können.

Noch ein Umstand möge erwähnt sein. Was das physiologische Verhalten der Schlauchblätter betrifft, so sondern nach Goebel[3]) Sarracenia und Darlingtonia weder ein verdauendes Enzym noch (oder nur in geringer Menge) einen fäulnishemmenden Stoff ab. Dagegen soll diese Eigenschaft der Absonderung solcher Stoffe der Cephalotuskanne zukommen. Ob dies, wie Goebel meint, eine Ähnlichkeit beider dennoch nicht ausschließt, mag hier nicht entschieden werden. Auch der Umstand mag angeführt sein, daß die Drüsen der Sarraceniaarten Honig oder ähnliche süßschmeckende Stoffe absondern, was in den Drüsen des Cephalotus von Goebel[4]) entschieden in Abrede gestellt wird.

Trotz mancher auffallender Ähnlichkeiten im Bau der Schläuche von Sarracenia und der Kannen von Cephalotus bleiben dennoch auch eine Reihe von Verschiedenheiten zu berücksichtigen übrig.

Die Ähnlichkeit der Cephalotuskannen mit den Nepentheskannen ist nur eine ganz äußerliche. Auch der Bau der Drüsen begründet keine solche Ähnlichkeit. Die Bemerkung hierüber bei H. Rees und H. Will[5]) ist entschieden abzuweisen: „Cephalotus, dessen Kannen unseres Wissens noch nicht anatomisch untersucht sind, stimmt im wesentlichen (!) mit Nepenthes überein.

---

[1]) Goebel a. a. O. II. p. 111.
[2]) Goebel a. a. O. II. p. 111.
[3]) Goebel a. a. O. II. p. 170.
[4]) Goebel a. a. O. II. p. 114.
[5]) Rees, H. und Will, H., Über einige Bemerkungen über fleischfressende Pflanzen. (Bot. Ztg. Bd. XXXIII. 1875. p. 718.)

Die Sekretion geht aus von zwei an den Seiten der Kanne nach hinten ansteigenden symmetrischen, purpurroten Schwielen. Diese sind unten am dicksten und scharf abgegrenzt und verflachen sich nach ihrem welligen oberen Ende. Jede Schwiele führt 40—50 stecknadelkopfgroße farblose, in Taschen eingesenkte, kugelige, vielzellige Drüsen, denen von Nepenthes in der Hauptsache entsprechend.“

Auch Eichler[1]) nennt in seinen „Blütendiagrammen“ die Kannen von Cephalotus „nach Art von Nepenthes aszidienförmige Blätter“.

Maury[2]), der die Aszidia von *Cephalotus follicularis* beschreibt, ist auf Grund seiner Untersuchungen (die Entwickelungsgeschichte der Schläuche ist ihm unbekannt) geneigt, sogar eine Ähnlichkeit mit den Schläuchen von Sarracenia und Nepenthes zu konstatieren. Die Unrichtigkeit dieser Annahme ergibt sich aus dem obigen von selbst.

Es wäre ja sehr wünschenswert, wenn die Frage der Verwandtschaft beider Familien befriedigend zu lösen wäre und außer der ja feststehenden biologischen auch eine systematische Verwandtschaft, wie manche Systematiker meinen, vorläge.

Blüte und Frucht.

Die Struktur der Blüten der Sarraceniaceen ist wiederholt beschrieben worden[3]); es genüge, darauf hinzuweisen, daß die Blüten aktinomorph und hermaphrodit sind. Bei der Gattung Heliamphora fehlt die Krone, und der Kelch ist häufig vierzählig; sonst herrscht die Fünfzahl als Regel vor. Die Staubgefäße sind nur bei Darlingtonia in bestimmter Anzahl vorhanden[4]), gewöhnlich 15 in demselben Kreis, je drei vor den Blumenblättern. Heliamphora und Sarracenia haben keine bestimmte Anzahl von Stamina, die Zahl ist wechselnd, zwanzig und mehr in 2—3 unregelmäßigen Kreisen. Ihre Stellung ist auch nicht genau fixiert; sie sind hypogyn inseriert.

Der Fruchtknoten ist synkarp, die Zahl der Fruchtblätter gewöhnlich fünf (ich selbst fand auch einen Fruchtknoten mit sechs Fächern); sie sind in episepaler Stellung bei Sarracenia, epipetal gestellt bei Darlingtonia und Heliamphora. Die Scheidewände des Fruchtknotens sind ganz oder fast vollständig; im Innenwinkel sind zweilappige, vieleiige Plazenten. Der Griffel ist einfach, bei Sarracenia zu dem bekannten regenschirmartigen Dach ausgebreitet; er ist entstanden durch Verwachsung der verbreiterten Karpelle; der Fünfzahl derselben entsprechend finden sich fünf Furchen, welche am Rande in Buchtungen endigen, innerhalb deren sich die kleinen Narbenstellen als Höcker befinden.

---

[1]) Eichler, Blütendiagramme. p. 436. Ceph. foll.

[2]) Maury: Note sur l'ascidie du Ceph. foll. La Bill. (Société botanique de France. XXXIV. 1887. p. 164.)

[3]) Eichler, Blütendiagramme. II. p. 226 f.

[4]) Braun, Über Darlingtonia californica. (Bot. Ztg. 1873.)

Diese schirmartige Bildung ist bei Darlingtonia nicht vorhanden, letztere hat einen Griffel, der in fünf lineale unterwärts röhrig eingerollte Schenkel übergeht. Bei Heliamphora ist eine kopfige, schwach dreilippige Narbe vorhanden. Die Frucht ist bei allen Sarraceniaceen gleich: eine fachspaltige Kapsel. Dieselbe ist 3—5 fächerig, fachteilig aufspringend, mit vielen kleinen Samen.

Nach diesen allgemeinen (nach Eichler und Engler angegebenen) Verhältnissen sei auf die Blüten- und Samenentwickelung näher eingegangen. Die Blüten der Sarraceniaarten (Heliamphora und Darlingtonia lagen zur Untersuchung leider nicht vor) stehen in der Regel einzeln an einem kräftig entwickelten, meist sehr langen Blütenstiel. Dieser Blütenstiel weist in seinem Aufbau keine besonderen Eigentümlichkeiten auf, Sklerenchym ist reichlich als Begleiter der Gefäßbündel vorhanden, und zwar als eine äußere und innere Schicht, was wegen der Länge der Blütenstiele und dem Gewicht der großen Blüte nicht auffallen kann. Die Gefäßbündel schließen sich eng aneinander im Kreise an, nach außen den Siebteil mit Geleitzellen, nach innen den Gefäßteil wie gewöhnlich zeigend. Die Epidermis ist kleinzellig, hat verdickte Wände, oftmals bräunlichen Inhalt. Spaltöffnungen haben den gewöhnlichen einfachen Bau. Das Parenchymgewebe der Stengel zeigt nur kleine Zwischenräume. Kleine Drüsen von dem schon wiederholt beschriebenen Typus (Sarraceniatypus) kommen auch auf dem Blütenstiele da und dort vor. (Fig. 33 a und b.)

Gewöhnlich findet man an der Sarraceniablüte drei Hochblätter, die wie Schuppenblätter geformt sind und eine mehr oder weniger rotbraune Farbe haben. Auf diese folgen fünf Kelchblätter; sie bieten nichts Auffälliges dar. Mit ihnen alternieren fünf getrennte Blumenblätter (die Blüte ist choripetal!). Sie haben Drüsen, die scheinbar ein wenig von der gewöhnlichen Art der Sarraceniadrüsen abweichen, insofern sie nur vier Deckelzellen haben, die überdies, wo sie in der Mitte angrenzen, eine Spalte oder besser gesagt eine grubenförmige Vertiefung zeigen. Sie stehen ein wenig über das umgebende Epidermisgewebe hervor; nach innen folgen in zwei Etagen je vier größere Zellen mit deutlichen Tüpfelkanälen, unten liegen noch zwei kleinere Zellen; an die zweite und dritte Etage lagert sich nicht selten auch eine weitere Zelle, mit Tüpfeln reichlich versehen, an. (Fig. 33.) Die nach oben liegende Wand der Deckelzellen zeigt oft eine feine Fältelung. Die ganze Drüse ist gegen das umgebende Gewebe durch Verkorkung abgeschlossen. Süße Stoffe werden auch hier ausgeschieden.

Die Staubgefäße, deren Zahl, wie schon bemerkt, bei Sarracenia variiert, besitzen ein langes dünnes Filament, die Anthere ist vierfächerig (in zwei Abteilungen), nicht mit der ganzen Länge verwachsend, sondern schaukelnd und intrors; sie öffnet sich durch Längsrisse. Die Bildung der Pollenkörner erfolgt nach dem bekannten Schema der Tetradenteilung. Die Antherenwand zeigt im Endothecium eine Lage flacher Zellen, nach außen größere,

etwas vorgewölbte Zellen. Die Entstehung der Pollenkörner schildert Shreve[1]) näher.

Die Pollenkörner haben trocken die gewöhnliche Bohnenform. Aufgequollen zeigen sie deutlich acht Vorstülpungen, die als Austrittsstellen für den Pollenschlauch in Betracht kommen, an der Mitte in äquatorialer Anordnung. Auch ebensoviele nach innen stehende Leisten zwischen diesen Pori, die sich von einem Pol zum anderen ziehen, werden nach längerem Liegen in Wasser usw. deutlich sichtbar. Auch die Exine und Intine sind leicht mit den entsprechenden Reagentien nachweisbar. Die Entwickelung des Pollens soll nach Shreve vor sich gehen in der Zeit, wo die Blüte noch nicht nickend ist. (Fig. 34, 1—6, 35.) Die Entwickelung des Pollens selbst wurde von L. Nichols eingehend beobachtet und beschrieben.[2])



Fig. 34, 1—6.
Sarracenia Swainsoniana.
1. trockenes Pollenkorn;
2., 3. in Wasser gequollen;
4. in Zuckerlösung;
5. u. 6. in Wasser ca. 1 Stunde gequollen und mit Chloralhydrat aufgehellt (5. von oben, 6. von der Seite gesehen).



Fig. 35.
Sarracenia Curtii.
Staubgefäß.

Der oberständige Fruchtknoten ist aus (regelmäßig) fünf verwachsenen Karpellen gebildet. Er ist unten bauchig angeschwollen und hat entsprechend den fünf Fruchtblättern nach außen fünf Längsfurchen. Die Außenseite ist nicht glatt, sondern zeigt eine Menge von merkwürdigen Gebilden, die wie Drüsenzotten aussehen.[3]) Sie sind so zahlreich vorhanden, daß sie sich fast gegenseitig berühren. Auf Längsschnitten sieht man innen eine bis mehrere Zellagen; ihre Elemente weichen von den Parenchymzellen der Karpelle nicht ab. Sie sind aber nach außen hin bedeckt von etwas in die Länge gestreckten Zellen, die papillenartig sich erheben; bisweilen sind diese Zellen noch quergeteilt in eine bis drei Zellagen. In noch jugendlichen Anlagen sind diese Epidermiszellen der drüsenartigen Gebilde noch nicht wesentlich unterschieden von den darunterliegenden Zellen. Später findet man, daß sie einen körnigen bräunlichen Inhalt haben. Versuche mit Farbstoffen zeigen, daß diese gerade in diesen Epidermiszellen reichlich abgelagert werden. Behandlung mit Eisenchlorid

[1]) Shreve a. a. O. p. 107 ff.
[2]) L. Nichols, Bot. Gaz. 1908. Jan.-Heft.
[3]) Vergl. Reinke, Pringsh. Jahrb. X. p. 139.

sowie Chromsäure ergibt das Vorhandensein von viel Gerbstoff. Von oben gesehen, sowie auf Querschnitten erscheint die Form dieser Drüsen rundlich oder oval. Deutlich wird da auch die Differenzierung der Schichten in eine äußere gerbstoffhaltige mit verdickten Zellwänden und einen innen liegenden Zellkomplex mit wenig (Fig. 36, 37, 38) oder nicht verdickten Zellwänden. Macfarlane[1]) beschreibt diese Gebilde als minute glassy beads



Fig. 36.
Sarracenia Chelsoni.
Drüsen am Fruchtknoten (Längsschnitt).



Fig. 37.
Sarracenia Chelsoni.
Drüse vom Fruchtknoten von oben gesehen.

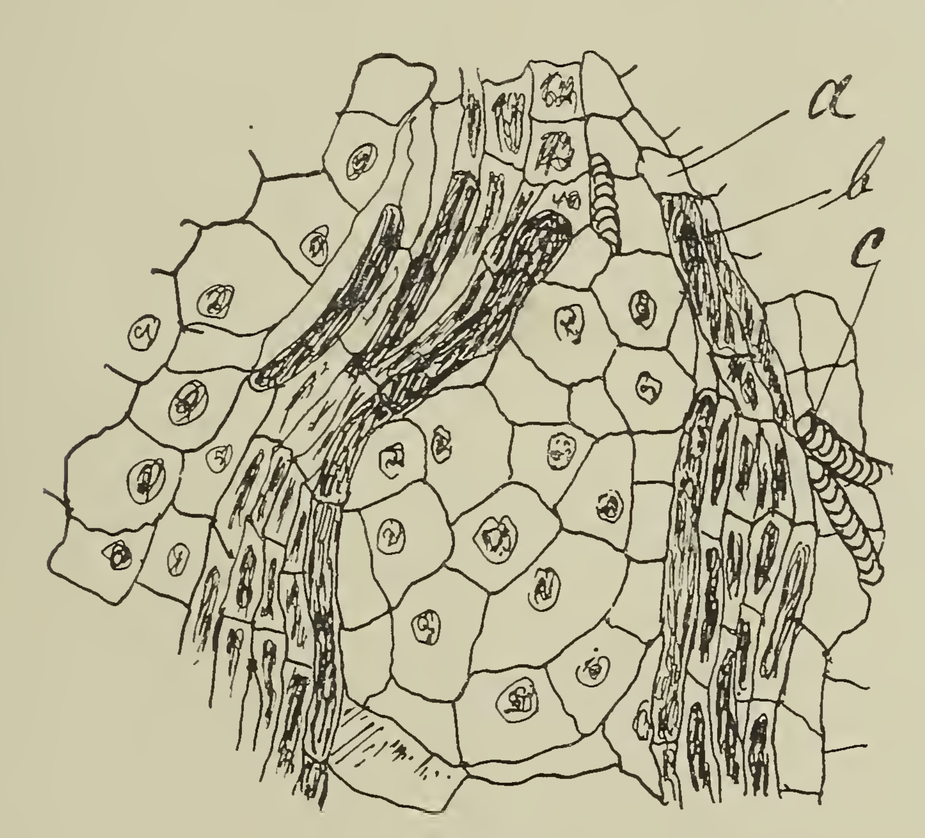


Fig. 38.
Sarracenia Chelsoni.
Drüse vom Fruchtknoten, tiefer Flächenschnitt.
a = Zellen mit gewöhnlichem Plasma;
b = Zellen mit Schleiminhalt;
c = Tracheiden.

or tubercles und meint, daß sie reichlich Nektar ausscheiden, was nach ihm einen großen Wert für die Bestäubung hat. Ob er damit das Rechte trifft, möge dahingestellt bleiben. Eine Nektarabsonderung wurde nicht konstatiert; dagegen ist bei ausgewachsenen Fruchtknoten, aber auch schon in mittleren Stadien der Entwickelung Gerbstoff ohne Zweifel da. Zumeist treten an diese

[1]) Macfarlane, Ann. of Bot. VII. 1893. p. 417.

Drüsen einzelne oder auch mehrere Tracheiden heran. Diese Drüsen finden sich am ganzen Fruchtknoten bis zu der Stelle, wo der Griffel ansetzt. Nach innen ist die Fruchtwand völlig glatt, die zwei bis drei Zellagen von der inneren Wand bestehen aus kleinen, auf dem Querschnitt rechteckigen Zellen mit etwas verdickten Wänden. Diese 2—3 Zellagen weisen ebenfalls Gerbstoffinhalt auf.

Gefäße sind in den Fruchtblättern reichlich vorhanden. Sie sind begleitet von langen schlauchförmigen Zellen, die Schleim enthalten, der reichlich Farbstoff aufnimmt. Da wo sich bei der reifen Samenkapsel die Wände öffnen, sind sie dünner und es findet sich an diesen Stellen ein Gefäßbündel vor, das beiderseits bis an die Epidermis herantritt, ohne durch Parenchym davon getrennt zu werden. Diese Gefäßbündel verholzen später gänzlich und stellen die Vorrichtung dar, wo die Fruchtwand zerreißt. Wo der Griffel ansetzt bis weiter hinauf in den Griffelkanal sieht man Zellen den Kanal auskleiden, die nach dem Lumen des Kanals hin verdickt sind. Sie bilden papillenartige Vorsprünge, ihre Wand ist eigentümlich warzenartig gerunzelt. Auch im Griffel sind die Gefäßbündel von Schleimzellen begleitet. Weiter nach oben besteht die Griffelkanalepidermis aus langgestreckten Zellen; sie haben körnigen Plasmainhalt und spindelförmige Kerne mit einem oder mehreren nucleoli. (Fig. 39.) Die Wandungen rücken hier auch dicht aneinander, so daß sie fest aneinander liegen.

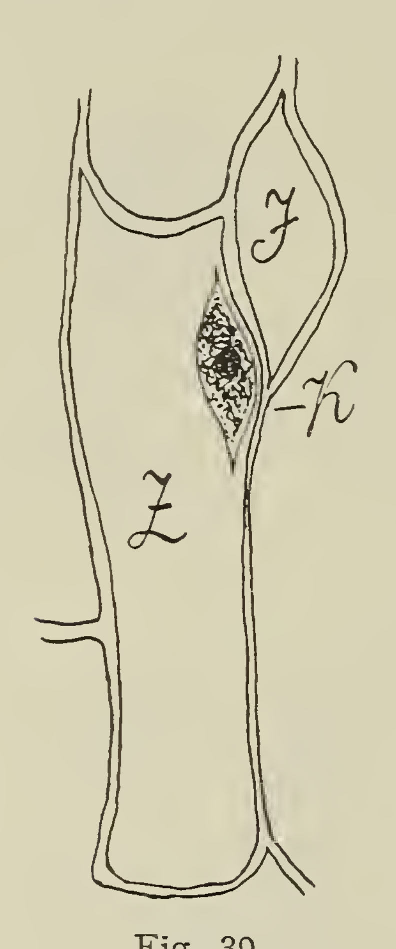


Fig. 39.
Sarracenia Chelsoni.
Zelle aus dem Griffel (im Längsschnitt).
K = der spindelförmige Kern;
Z = Interzellularräume.

Der Schirm selbst ist nach außen und innen begrenzt von einer kleinzelligen Epidermis. Dazwischen liegt ein mehrschichtiges Parenchymgewebe, in welches die Gefäßbündel eingelagert sind. Auch diese Gefäßbündel sind von schleimführenden schlauchartigen Zellen begleitet. Auf der inneren Seite (d. i. auf der dem Fruchtknoten zugewandten Seite) des Schirmes liegen zwischen den Epidermiszellen außer zahlreichen Spaltöffnungen Drüsen vom „Sarraceniatypus". Sie scheiden einen dem Geschmack nach süßen Stoff aus, der aber ebenfalls nicht als Zucker nachweisbar war. (Fig. 40.) Auch diese Drüsen sind durch Verkorkung gegen das angrenzende Gewebe abgeschlossen. Doch ist mit Chlorzinkjod nachweisbar, daß Perforationen der verkorkten Wände mit den Nachbarzellen eine Verbindung herstellen (besonders bei Immersionanwendung sichtbar!).

Am Schirmrand fanden sich auch etwas anders gebaute Drüsen. (Fig. 41.) Sie unterscheiden sich von den gewöhnlich vorkommenden dadurch, daß die oberflächlich liegenden Zellen wie vorgestülpte Epidermiszellen aussehen; es sind gewöhnlich deren vier; darunter liegen zwei größere in der Richtung zur Epidermis langgezogene Zellen; an diese schließt sich unmittelbar das Parenchymgewebe an. Alle diese Zellen sind verkorkt gegen die angrenzenden Zellen.

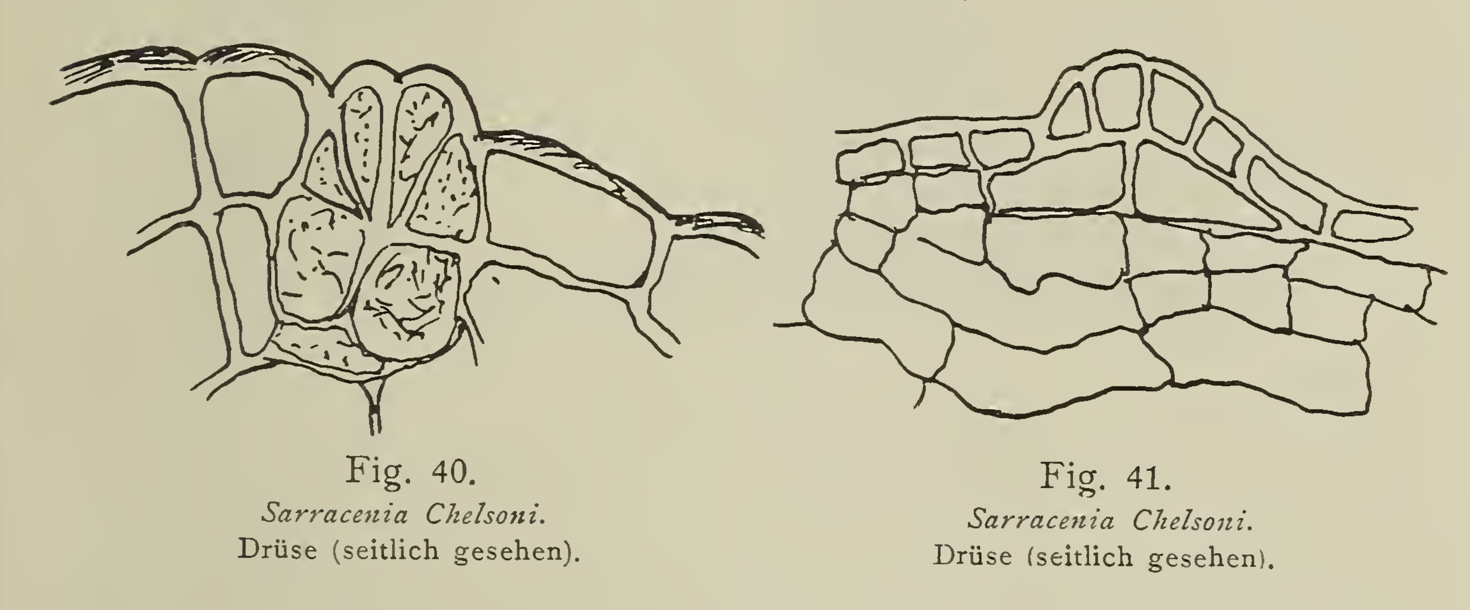


Fig. 40.
Sarracenia Chelsoni.
Drüse (seitlich gesehen).

Fig. 41.
Sarracenia Chelsoni.
Drüse (seitlich gesehen).

Auch Drüsen mit vier Deckelzellen und zwei Etagen von Innenzellen kommen vor, sowie solche mit mehr als sechs Deckelzellen. Es handelt sich hier wohl nur um eine einfachere oder etwas kompliziertere Ausbildung der gewöhnlichen Drüsen. Die Außenwände der Drüsendeckelzellen sind wie die Epidermiszellen vielfach gefältelt oder zäpfchenförmig nach außen verdickt.

Nicht immer sind die Drüsen hervorstehend, öfters sind sie auch etwas versenkt.

Die Narben, deren Zahl der Zahl der Fruchtblätter entspricht, finden sich da, wo der Schirmrand eine kleine Einbuchtung hat, im Schirminnern. Sie haben die Gestalt eines oben etwas gerundeten Höckers und sind mit Haaren dicht besetzt. Diese Haare sind nach der Narbenaußenseite zu eingekrümmt und stellen so kleine Häkchen vor, recht geeignet den Pollen festzuhalten. Entstanden sind sie aus einer Epidermiszelle; sie haben viel körnigen Inhalt, nicht selten eine bis mehrere größere Vakuolen. Die Narbe selbst setzt sich aus langgestreckten, schlauchartigen, parallel zueinander liegenden Zellen zusammen, dazwischen liegen Leitbündel im Verein mit Schleimzellen. Die Leitbündel samt diesen Schleimzellen setzen sich als deutlich erkennbare Stränge bis in den Griffel hinein fort. Nicht selten findet man zur Zeit der Bestäubung zwischen den hakenförmigen Haaren Pollenkörner, die Schläuche getrieben haben. Dieselben folgen der Richtung der Leitbündel, und es scheinen die Schleimzellen diejenigen zu sein, die die Richtung bestimmen, auch für die Ernährung des Pollenschlauches in Betracht kommen. Denn, dies sei hier schon bemerkt, wo ein Pollenschlauch in deren nächster Nähe zu finden ist, hat ihr Inhalt abgenommen oder ist völlig verschwunden. (Fig. 42.)

In jedem Fache des Fruchtknotens finden sich viele Samenanlagen; sie sind inseriert an den zwei Lappen, die an den Verwachsungsstellen je zweier Fruchtblätter die Plazenten bilden.

Die Samenanlagen sind anatrop, ihre Naht der Samenleiste zugekehrt.



Fig. 42.
Sarracenia purpurea.
Narbe. *a* = Längsschnitt;
b = Haare;
c = ein Haar noch stärker vergrößert.

Die Entwickelung der Samenanlage wurde in neuster Zeit von Shreve[1]) eingehender geschildert, doch hat auch er nicht alle Stadien der Entwickelung wegen mangelnden Materials verfolgen können. Auch das für vorliegende Arbeit zur Verfügung stehende Material gestattete nicht, alle Vorgänge richtig zu verfolgen. Es muß darum öfters auf die Untersuchungen Shreves hingewiesen werden.

Die Entwickelung der Samenanlagen beginnt bei Sarracenia damit, daß auf der Plazenta kleine Höcker hervortreten. Unter der Epidermis findet sich, meist deutlich erkennbar, eine größere Zelle, die sich schon frühzeitig zu teilen beginnt. Es folgt zunächst eine Zweiteilung des großen Kernes parallel zur Epidermis. (Nach Shreve soll die junge Samenanlage sich schon im Herbst bilden und den Winter über auf diesem Anfangsstadium stehen bleiben.) Das Integument fängt ebenfalls schon frühzeitig sich zu bilden an, indem etwas gegen den Grund des Höckers hin sich einzelne Zellen quer zu teilen anfangen. Das Wachstum des Integuments geht rascher vor sich auf der der Raphe gegenüberliegenden Seite, doch bildet sich auch auf der der Raphe anliegenden Seite des Höckers ein Gewebekörper aus, der dem Integument zuzurechnen ist. Während dieses Entwickelungsstadiums krümmt sich die ganze Samenanlage mehr und mehr, bis schließlich die Spitze des Nucellus



Fig. 43.
Sarracenia Chelsoni.
N = Nucellus.

[1]) Shreve a. a. O.

der Plazenta zugewendet ist. Diese Krümmung ist das Resultat des stärkeren Wachstums des Integuments auf der einen Seite der Samenanlage. Der Nucellus bleibt lange Zeit sehr klein, da die Zellteilungen anfangs nur langsam vor sich gehen. (Fig. 43.) Lange Zeit sind es nur vier parallele Zellagen, aus denen der Nucellus (auf dem Längsschnitt gesehen) sich zusammensetzt. Dicht unter der äußersten Zellage an der Spitze des Nucellus ist die Archesporzelle deutlich zu sehen. Besonders auffällig ist sie durch den größeren Kern. An sie anschließend ist oft eine etwas langgestreckte, nicht selten wie eine Haustoriumzelle zwischen das Nucellusgewebe sich eindrängende, nach unten keilförmig zugespitzte Zelle vorhanden. Shreve gibt an,[1]) er habe auch zwei Archesporzellen nebeneinander beobachtet, freilich nur in zwei Fällen von mehr als 100.

Besonders auffallend ist bei Sarracenia die mächtige Entwickelung des Integuments, während der Nucellus lange Zeit sehr klein bleibt. Das Integument ist immer in der Einzahl vorhanden, was die Regel bei den Sympetalen ist. Auch der kleine Nucellus ist eine Eigentümlichkeit gewöhnlich der Sympetalen. Im weiteren Verlaufe des Wachstums hüllt das Integument den Nucellus völlig ein, so daß dieser ziemlich tief in demselben zu liegen kommt, und bildet dann eine immer offenbleibende, nicht verwachsende Mikropyle, deren Öffnung der Plazenta zugerichtet ist und bis zur erfolgten Befruchtung schließlich der Plazenta dicht anliegt. Die Epidermiszellen der Plazenta sind da, wo die Samenanlagen ihr anliegen, mit Plasma dicht gefüllt, das auch bei Anwendung von Farbstoffen wie Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin u. a. sich viel intensiver färbt als die anderen Zellinhalte. In diesen Zellen sind auch nach erfolgter Bestäubung nicht selten auf Schnitten Stücke von Pollenschläuchen zu finden. Dann sind die Zellen zum Teil verschleimt und zerstört.

Eine Teilung der Archesporzelle in vier Zellen konnte nur in einem Falle beobachtet werden.

Die Entwickelung des Embryosackes ist typisch und normal. Die Embryosackzelle verdrängt das angrenzende Nucellusgewebe, teilt sich in zwei Zellen, von denen je eine nach den Polen wandert; dort folgt eine weitere Teilung, bis schließlich an dem oberen Teile des Embryosackes eine etwas größere Eizelle nebst zwei Synergiden, am Grund des Embryosackes die drei Antipoden entstanden sind. Vom Nucellus bleibt am unteren Teile ein kleiner Rest übrig. Auch eine Zellage an jeder Seite, die sich bis etwa zur Mitte des Embryosackes erstreckt, ist auf Längsschnitten noch zu bemerken. (Fig. 44 und 45.) Bei den untersuchten Samenanlagen von *Sarr. Chelsoni* haben die Antipoden die merkwürdige Eigentümlichkeit, daß sie sich haustorienartig mit ihrem unteren Ende zwischen den Nucellusrest hineindrängen. An der Chalaza ist deutlich ein Zellkomplex wahrzunehmen, dessen Zellen gegen das Nucellusende quer verbreitert und mit Nährmaterial dicht

[1]) Shreve a. a. O. p. 109.

gefüllt sind. Es ist dies die sogenannte „Hypostase". Dieselbe ist im etwas älteren Entwickelungsstadien deutlich zu sehen. Diese Zellen, welche als „Saugzellen" anzusehen sind, verkorken in der reifen Samenanlage und bilden dann einen Abschluß. Die Zellen des Integuments, welche die Mikropyle umgeben, sind ebenfalls sehr inhaltsreich. Der Embryosack ist nach unten konisch zugespitzt und etwas seitlich verschoben. Endosperm wird reichlich in normaler Weise gebildet.

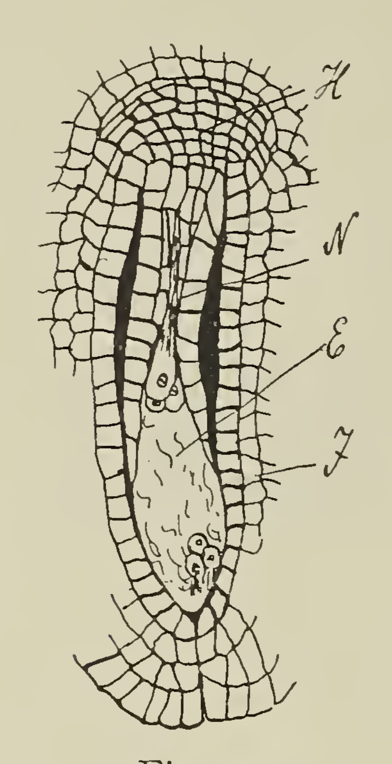


Fig. 44.
Sarracenia Chelsoni.
N = Nucellusrest;
E = Embryosack mit drei Antipoden, Eizelle und zwei Synergiden;
J = Integument;
H = Hypostase.

Ob die Bestäubung nur durch Insekten erfolgt, ob Kreuzbestäubung, ob Selbstbestäubung, darüber fanden sich in der Literatur keine sicheren Angaben. Bei den kultivierten zur Verfügung stehenden Exemplaren von Sarracenia kam es in der Zeit meiner Beobachtungen nur zur Bildung einer einzigen reifen Samenkapsel trotz wiederholter Bestäubungsversuche. Shreve gibt an, daß der Pollenschlauch vom auf der Narbe keimenden Pollen dem Leitungsgewebe folgend zwischen den Zellen des Schirms weiterwachse und durch den Stiel des Griffels direkt zu den Samenanlagen vordringe. Dieser Weg des Pollenschlauches konnte auch sicher konstatiert werden, wenn es auch zu einer Befruchtung nur in einem einzigen Falle kam. Nachdem der Pollenschlauch das leitende Gewebe durchwachsen hat, finden sich in den dasselbe begleitenden Schleimzellen große Hohlräume, woraus wohl geschlossen werden kann, daß diese schlauchförmigen Zellen für die Ernährung des Pollenschlauches von Bedeutung sind. Die Blüte selbst wird zur Zeit der Pollenreife nickend, indem der obere Teil des Blütenstieles sich krümmt. Ist der Pollen reif, so wird er aus den Fächern in der Weise entlassen, daß die Antheren der Länge nach aufspringen; man findet dann die Pollenkörner massenhaft im Schirm, wo sie von den Haaren festgehalten werden. Sie können auch nicht etwa durch den Wind verweht werden, da die Blumenblätter ziemlich dicht den Schirm umgeben und denselben nach unten weit überragen. Doch haben seitlich, wo zwei Blumenblätter zusammenstoßen, kleinere Insekten Raum genug, um ins Innere der Blüte dringen zu können.

Die Befruchtung und Embryoentwickelung näher zu verfolgen, ließ das vorliegende Material nicht zu. Shreve hat über diese Punkte Näheres angegeben.[1])

---

[1]) Shreve a. a. O. p. 111 ff.

Die Befruchtung findet nach ihm in regulärer Weise statt. Es entwickelt sich ein wenigzelliger Embryo mit längerem, etwas gekrümmtem Suspensor; die folgenden Teilungen scheinen ebenfalls regelmäßig vor sich zu gehen, bis endlich der reife Embryo entstanden ist mit deutlichen zwei kleinen Kotyledonen. Der Embryo ist sehr klein und liegt am oberen Ende des Endospermgewebes, das kräftig entwickelt ist und dessen Zellen mit Reservenährstoffen dicht gefüllt sind (Aleuron).

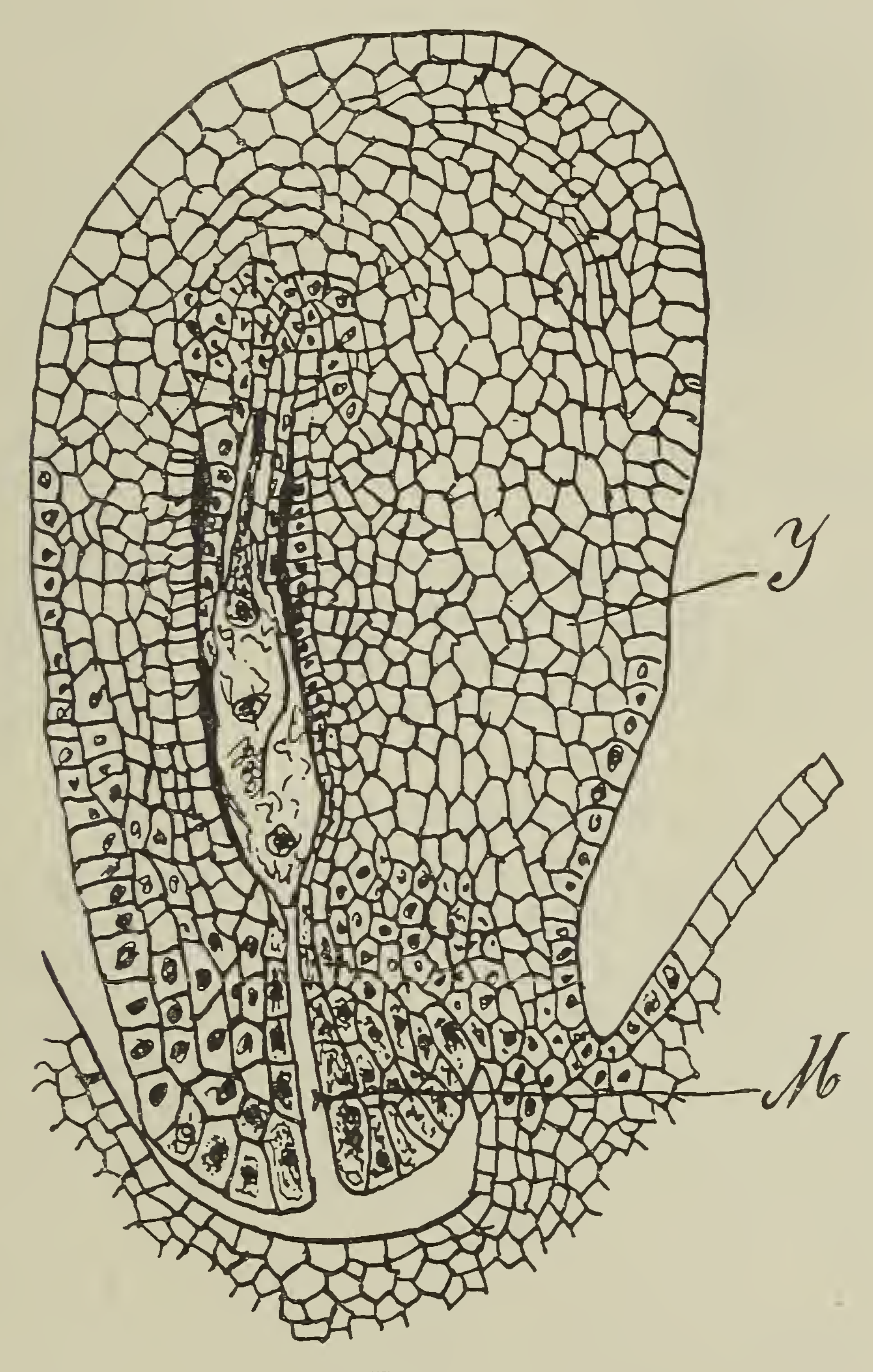


Fig. 45.
Sarracenia Chelsoni.
Samenanlage. *J* = Integument; *M* = Mikropyle.

Die Samenschale ist hervorgegangen aus der äußeren Zellschicht des einzigen Integuments; sie ist ziemlich dünn und hat an einer Seite einen flügelartigen Wulstansatz. Die Zellwände sind warzig vorgewölbt und geben dadurch dem Samen das warzige Aussehen. Die äußere Schicht der Samenschale besteht aus Zellen mit verdickten Zellwänden; die nach innen zu und seitlich liegenden Wände sind perforiert. Inhalt haben diese Zellen nicht mehr;

sie sind auch stark verholzt. Darunter liegen mehrere Schichten von Zellen, die ebenfalls verdickte Wände haben. Sie sind bald mehr bald weniger zusammengedrückt und haben demgemäß ein größeres oder kleineres Zellumen. (Fig. 46 und 47.)



Fig. 46.
Sarracenia variolaris.
Reifer Same.

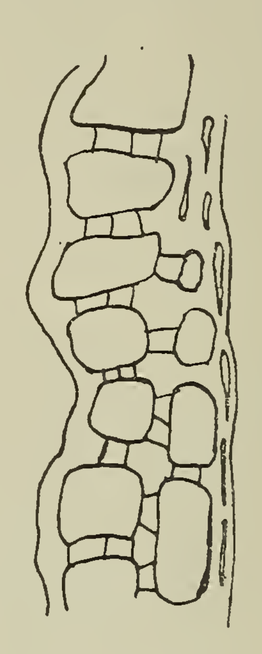


Fig. 47.
Sarracenia purpurea.
Samenschale (im Längsschnitt).

Die Samen sind außen mit einer dünnen Wachsschicht überzogen und demnach nicht benetzbar.

Die Lostrennung der Samen erfolgt in der Weise, daß das Gewebe des Funikulus vertrocknet. Die Samenkapseln öffnen sich lokulizid.

Cephalotus follicularis.

Cephalotus hat einen endständigen Blütenschaft; derselbe ist von der Mitte an rispig, mit kurzen, wenigblütigen (meist nur höchstens drei) knäueligen, zymosen Seitenzweigen.[1]) Vorblätter wurden an den Blüten nicht beobachtet.[2]) Die einzelnen Blüten sind klein, von weißlicher Farbe. Während der Blütenschaft eine ziemliche Höhe erreicht (beim vorliegenden von Goebel gesammelten Exemplar ca. 22 cm), sind die Blütenstiele der Einzelblüte ziemlich kurz, mit einzelligen Haaren (wie der Schaft) dicht besetzt. Diese Haare findet man auch auf der Außenseite der Perigonblätter. Hochblätter fehlen. Die Blüte zeigt gewöhnlich sechs gleichmäßig gestaltete weißliche Hüllblättchen, die Eichler als Kelchblätter bezeichnet. Demnach wäre die Blüte apetal. Ausnahmsweise kommen auch fünf oder sieben solche Hüllblättchen vor. Doch muß hier gleich bemerkt werden, daß auch in diesen Blüten die Zahl der Stamina zwölf und der Karpelle sechs war. Oben findet sich an den nicht verwachsenen Kelchblättern nach innen eine Verdickung, wie das ganze Blättchen etwas fleischig

---

[1]) Eichler, Blütendiagramme. II. p. 436. — Brown, Rob., The miscellencous bot. works. Vol. II. 1867. p. 535 ff. Dazu: Atlas of plants zu: The misc. bot. works of Rob. Brown. Vol. III. 1868. pl. 4. — Engler, III, 2 a, p. 39—40.

[2]) Auch Hochblätter fehlen im Gegensatz zu Sarracenia!

angeschwollen ist. (Fig. 48 und 49.) Die Form der Blätter ist etwa elliptischeiförmig. In der Knospe sind sie klappig eingebogen; sie bleiben auch nach der erfolgten Befruchtung und nach der Samenreife persistent.

Die Staubblätter sind immer in der Zwölfzahl vorhanden; doch kommen Verwachsungen von zweien miteinander gar nicht selten vor, solche tragen dann vier Antherenhälften mit je zwei Fächern. Die Stellung der Stamina, die zwei Kreise bilden, ist obdiplostemon, wenn man im Plane der Blüte eine Krone annimmt. Die vor den „Kelchblättern" stehenden Stamina sind etwas länger als die des inneren Kreises. Alle haben Pfriemenform, ihre Filamente werden nach oben dünner; das Konnektiv ist eigentümlich (drüsenartig?) angeschwollen und bildet einen Knäuel, der etwa wie ein zerknüllter Schleier sich ansieht. Die Antheren sind intrors, jede Hälfte etwa eiförmig gestaltet, gegen die Mitte zu miteinander verwachsen; sie haben im ganzen vier Pollenfächer (ausnahmsweise wurde auch noch ein fünftes beobachtet).

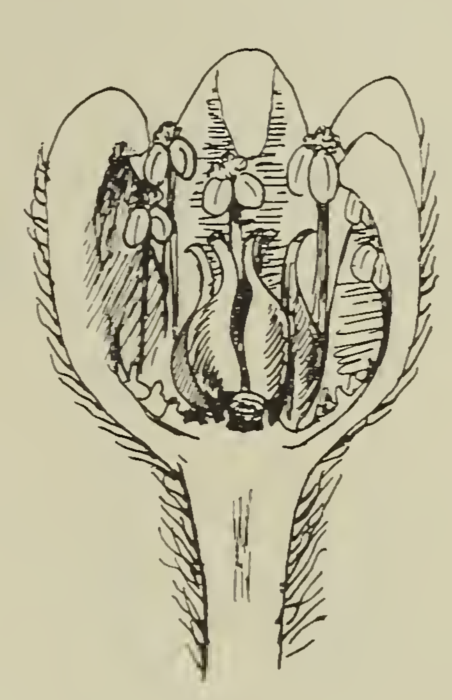


Fig. 48.
Cephalotus follicularis.
Eine Blüte im Durchschnitt.

Die Wandungen der Antherenfächer bestehen aus prismatischen Tapetenzellen (je eine Lage), an die sich nach außen eine Schicht von kleinen dünnwandigen Epidermiszellen anschließt. Das Filament hat eine Schicht von Epidermiszellen, von deren Inhalt Farbstoffe (Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin) gierig aufgenommen werden. Der Pollen (Fig. 49: g) besteht aus tetraedrig geformten Körnern (gequollen!), bei denen sich drei die Wandschichten leicht unterscheiden lassen; auch sind im Inhalt deutlich die zwei Kerne wahrzunehmen. Die Austrittsstellen der Pollenschläuche entsprechen den vier Ecken des tetraedrischen Pollenkernes.

Der Blütenboden ist mit einem mehrschichtigen Zellgewebe überzogen, das vom Grundgewebe durch eine gerbstoffhaltige Zellage getrennt ist. Dieses Zellgewebe zieht sich an den Seiten der Blütenachse noch eine Strecke gegen die Anheftungsstellen der Kelchblätter hinauf; an seiner oberen Grenze setzen sich die Stamina in zwei Kreisen an, so daß die des inneren Kreises etwas tiefer, die des äußeren etwas höher oben inseriert sind.

Die Stamina erscheinen so gleichsam als Auswüchse dieses Überzuges des Blütenbodens. Zwischen den Staubblättern bis zu den Karpellen hin findet man seltsame Erhebungen, die schon früher beobachtet wurden, über deren Bedeutung aber nichts Bestimmtes gesagt werden kann. Macfarlane beschreibt sie schon

näher,[1]) konnte aber, obwohl er frisches Material zur Verfügung hatte, über die Art der Ausscheidung dieser Gebilde nicht ins reine kommen; er läßt es unentschieden, ob man es hier mit Organen zu tun habe, welche zur Anlockung der Insekten dienen,[2]) damit diese zwischen die Staub- und Fruchtblätter kriechen,

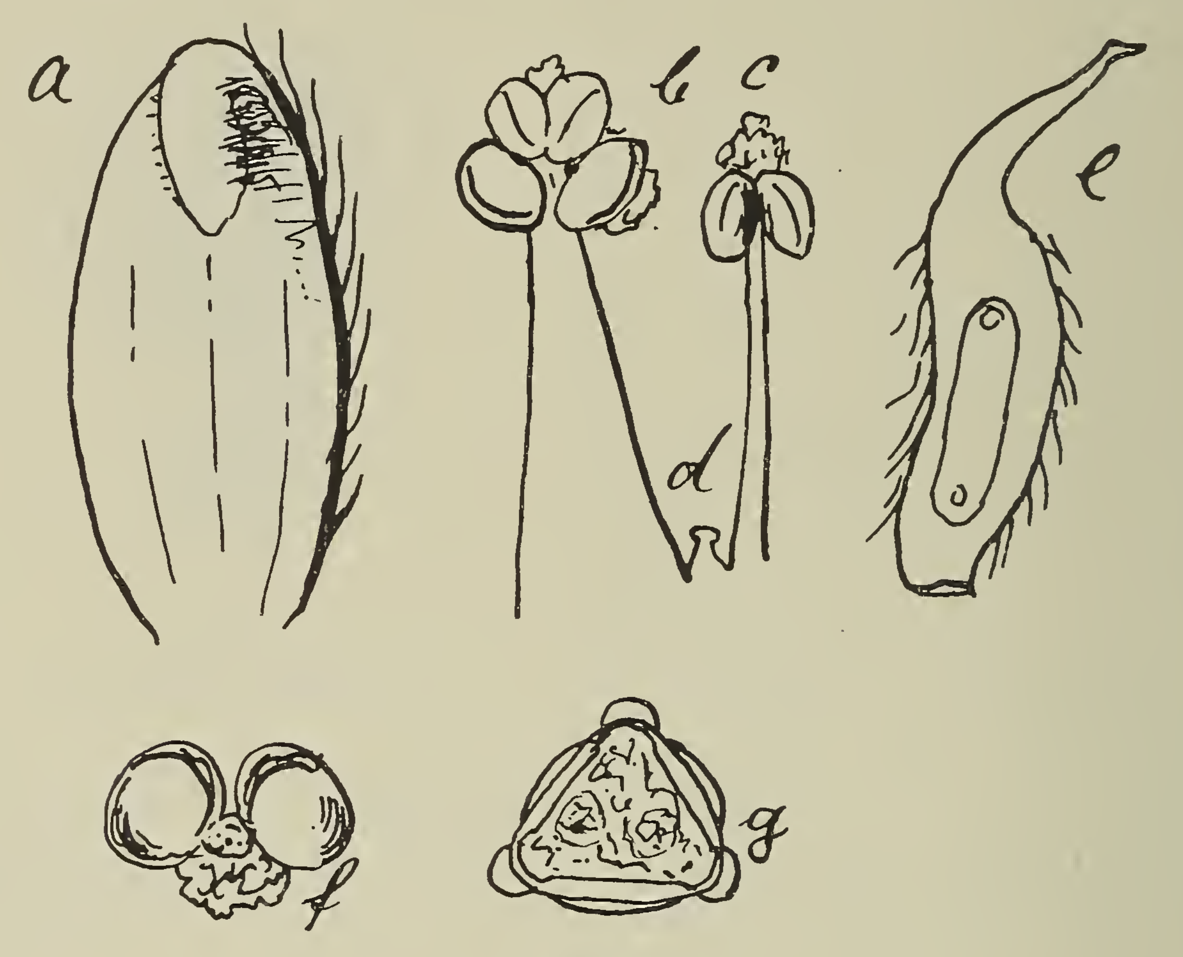


Fig. 49.
Cephalotus follicularis.

a = Kelchblatt;
b = Staubblatt aus zwei Staubblättern verwachsen mit vier Staubbeuteln;
c = einfaches Staubblatt;
d = Wasserspalte;
e = Fruchtblatt;
f = Pollenfächer von oben gesehen mit Anhang;
g = Pollenkorn (Alkoholmaterial).

oder mit gestielten Spaltöffnungen. Der ganze Aufbau läßt jedoch vermuten, daß es sich hier wohl um „gestielte" Wasserspalten handle, obwohl auch die Frage ungelöst ist, was in der Blüte Wasserspalten zu tun haben. (Fig. 50 a, b, c.) Diese Frage kann wohl nur durch direkte Beobachtungen an den Pflanzen in ihrer Heimat gelöst werden. Diese seltsamen Gebilde, die in großer Zahl vorhanden sind, erheben sich als kegelförmige, etwas breit gedrückte Zellkomplexe, die nicht selten gegabelt sind.[3]) Das innere Zellgewebe zeigt nichts Auffallendes, doch muß betont werden, daß in allen untersuchten „gestielten Spaltöffnungen" Gefäße oder Tracheiden gänzlich fehlten, während solche doch bei Wasserspalten vorkommen. Eine Atemhöhle fand sich gleichfalls nicht vor. Der obere Umkreis läßt in der Mitte deutlich

---

[1]) Macfarlane, Ann. of Bot. VII. p. 445.

[2]) Macfarlane sagt: Insekten kommen auf den Blüten selten vor, er selbst hat niemals welche darauf gesehen!

[3]) Macfarlane sagt, eine Gabelung sei selten. Das zur Verfügung stehende Material zeigte die Gabelung oft.

zwei charakteristische Zellen von etwa halbmondförmiger Gestalt erkennen. Sie erheben sich kaum oder nur wenig über das angrenzende Gewebe, ihre Wände sind verschleimt, in der Mitte zeigt sich eine Spalte, ganz ähnlich wie bei den gewöhnlichen Spaltöffnungen. Um diese beiden Spaltöffnungszellen liegen im Kreise meist noch zwei Reihen von Zellen, die nichts Abweichendes zeigen. Die „Schließzellen" färben sich mit Jodgrünfuchsin und anderen Färbemitteln sehr intensiv. Auch die Epidermiszellen sowohl der kegelförmigen Zellkomplexe als auch diejenigen des den Blütenboden auskleidenden Zellbelages zeigen besonderen Inhalt; derselbe ist jedoch Gerbstoff.

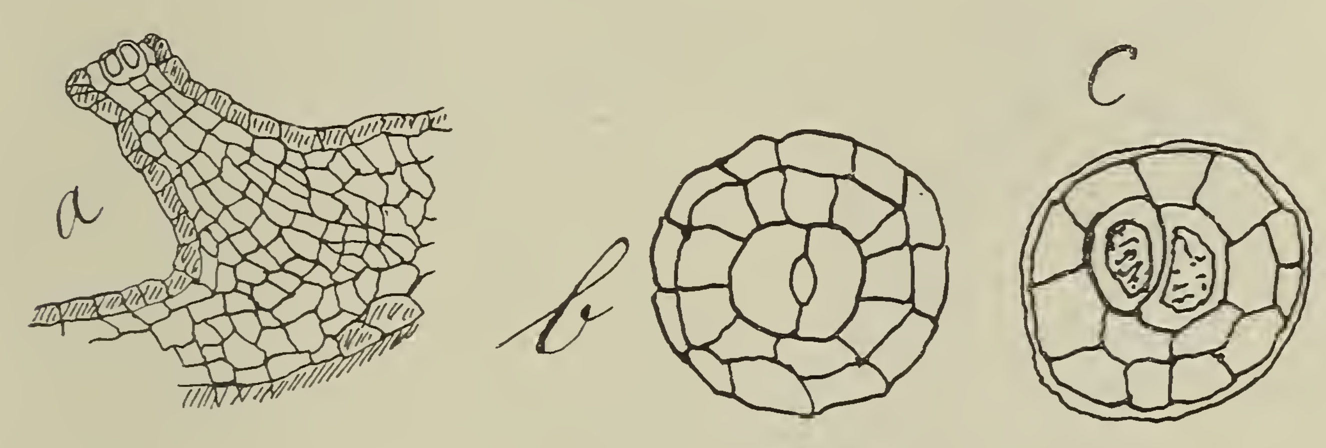


Fig. 50.
Cephalotus follicularis.
Wasserspalte aus der Blüte.
a = Längsschnitt;
b = von oben;
c = etwas tiefer von oben.

Fruchtblätter sind sechs vorhanden; dieselben stehen frei im Grund der Blüte, sind eingerollt und verwachsen an den Rändern; sie enthalten je ein Ovulum (selten sollen deren zwei vorkommen; ich selbst fand immer nur eines vor). Die Karpelle sind häutig; die Wand des jungen Fruchtblattes besteht aus mehreren Zellschichten, deren äußere (die Epidermisschicht) zur Zeit der Fruchtreife dichten Haarbesatz aufweist; diese Haare sind sehr lang, nach abwärts gerichtet und sehr leicht zerbrechlich.

Das zusammengewachsene Fruchtblatt bildet nach oben einen etwas nach außen gebogenen Griffel mit einer länglich ausgezogenen Narbenfläche. Nach der Befruchtung krümmt sich der persistente Griffel noch weiter nach außen und vertrocknet schließlich, ohne abzufallen. Die inneren Zellschichten des Karpells (die nach Robert Brown nur aus einer Zellschicht bestehen sollen, es sind aber mindestens zwei) sind dünn; die Zellen sind länglich und lösen sich nach erfolgter Samenreife sehr leicht aus ihrem Verband. Schon längeres Liegen in destilliertem Wasser vermag die Trennung derselben voneinander zu bewirken. Der Same ist am Grunde mit dem Blütenboden und dem Karpell verwachsen. Bei der Reife des Samens löst sich die Verbindungsstelle mit dem Blütenboden, dagegen bleibt der Zusammenhang mit dem Karpell noch bestehen. Die Frucht ist eine Balgfrucht.[1])

[1]) Rob. Brown bezeichnet sie als Akenia.

Die Samenhaut besteht aus zwei Zellschichten, deren äußere etwas papillös vorgewölbte Zellen zeigt; die darunter liegende Schicht weist mehrere Lagen zusammengedrückter, inhaltloser Zellen (im reifen Samen) auf. Die Loslösung des Samens geschieht an der Stelle, wo das Gefäßbündel in die Raphe eintritt, und zwar



Fig. 51.
Cephalotus follicularis.
a = Narben der Stellen, wo die Karpelle saßen;
b = Anschwellung des Blütenbodens;
c = Wasserspalten;
d = Blütenboden;
e = Schicht von gerbstoffhaltigen Zellen.

in folgender Weise: Nach erfolgter Bestäubung und Befruchtung der Eizelle vertrocknet Narbe und Griffel. Zugleich vollziehen sich mit dem kreiselförmigen Teil des Blütenbodens eigentümliche Veränderungen. (Fig. 51.) Es schwillt dieser Teil beträchtlich an, indem die unter der Epidermis liegenden Zellen sich in derRichtung der Blütenachse strecken; dann folgt eine lebhafte Teilung des inneren Gewebes, die Epidermiszellen wölben sich papillenartig empor. Der obere Teil des kreiselförmigen Höckers verbreitert sich nach der Peripherie hin und damit werden die einzelnen Balgfrüchte nach außen hingedrückt. Durch die dadurch entstehende Spannung werden die Zellen am Grunde der Einzelfrüchte zunächst in der Nähe der kreiselförmigen Anschwellung zerrissen; die Zerreißung der Zellen am Grunde nimmt in demselben Maße zu, wie die Anschwellung sich vergrößert, und schließlich fallen die so völlig aus dem Verbande mit dem Blütenboden gelösten einzelnen Früchte aus der Blüte aus. Auch in diesem Stadium sind die „Kelchblätter“

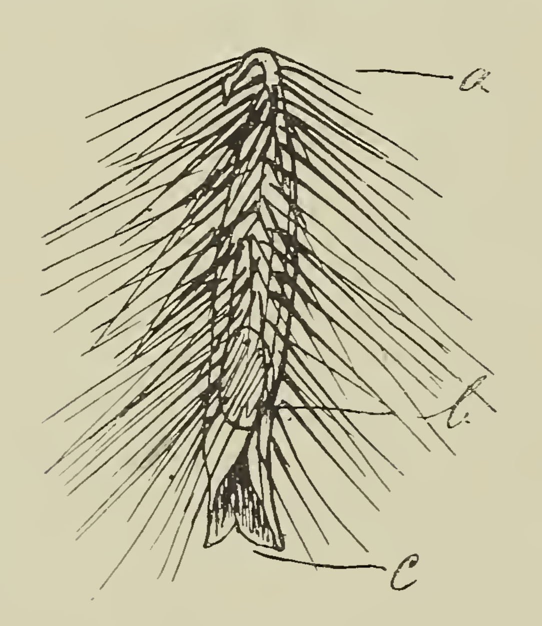


Fig. 52.
Cephalotus follicularis.
Reifer Same.
a = vertrockneter Griffel;
b = Same durchscheinend;
c = ehemalige Ansatzstelle am Blütenboden.

noch vorhanden. Da die Früchte außen lange Haare tragen, die sich nach abwärts (dem Blütenboden zu) richten, so werden die leichten Samen durch den Wind ohne Mühe fortgetragen. Die Narben, die die Stelle bezeichnen, wo die Karpelle saßen, sind noch länger in der Blüte zu sehen. Die langen Haare der Karpelle (Fig. 52) entwickeln sich erst um die Zeit, wo eine Bestäubung schon erfolgt ist (Fig. 53), als kleine Ausstülpungen der einzelnen Epidermiszellen, sie strecken sich immer mehr und haben zur Zeit der Fruchtreife ihre vollständige Größe erreicht.

Das zur Verfügung stehende Material ließ leider eine eingehende Untersuchung der Samenentwickelung nicht zu, da jüngere Entwickelungsstadien völlig fehlten. Soviel konnte aber mit Sicherheit erwiesen werden: die anatrope Samenanlage besitzt deutliche zwei Integumente, von welchen namentlich das äußere an der Mikropyle stark entwickelt ist und sich später etwas über die Mikropyle des inneren Integuments herüberschiebt. (Fig. 54,

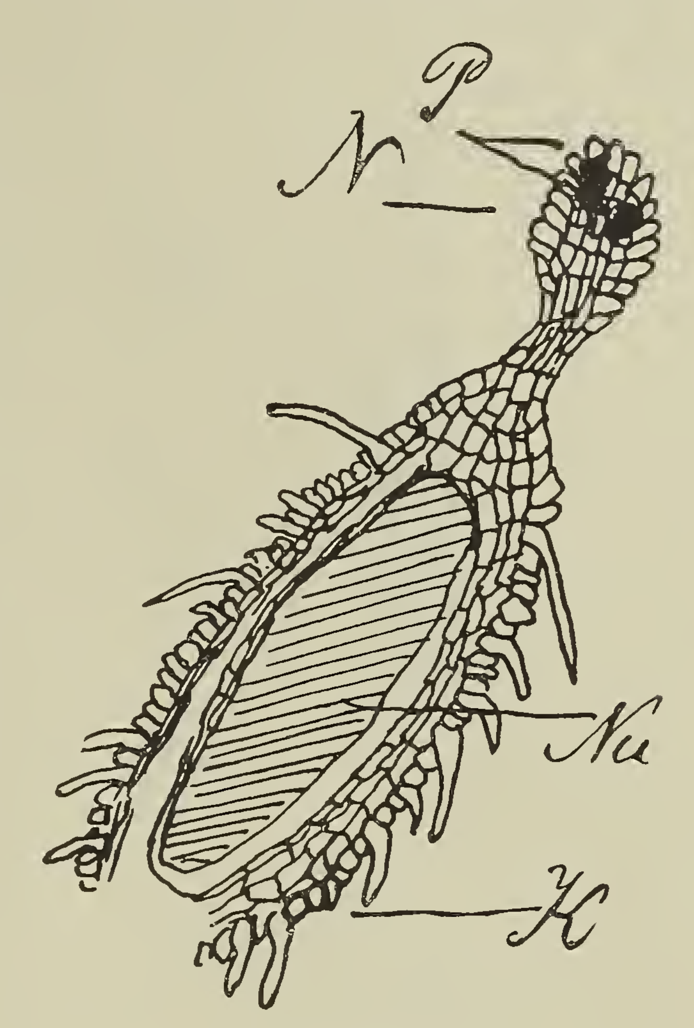


Fig. 53.
Cephalotus follicularis.
Samenanlage bestäubt, aber noch nicht befruchtet.
K = Karpell;
N, *P* = Narbe mit zwei Pollenkörnern;
Nu = Nucellus (Längsschnitt).

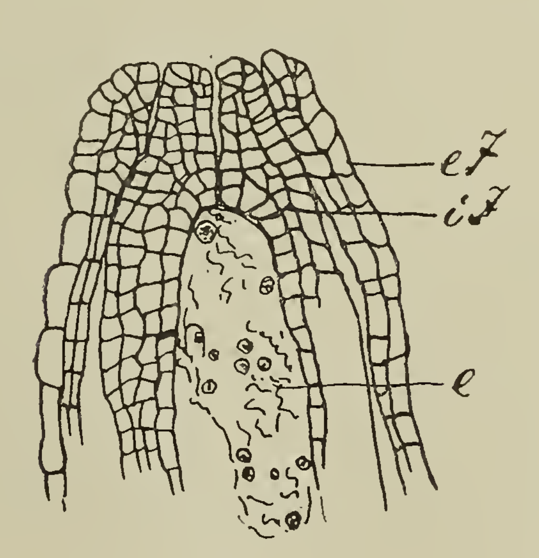


Fig. 54.
Cephalotus follicularis.
Embryosack und die beiden Integumente der Samenanlage.
e = Embryosack;
eJ = äußeres Integumeut;
iJ = inneres Integument.

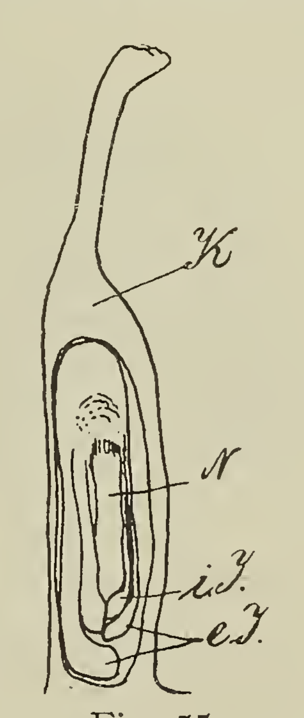


Fig. 55.
Cephalotus fullicularis.
Samenanlage.
K = Karpell;
N = Nucellus;
eJ = äußeres Integument;
iJ = inneres Integument.

55, 56.) Der Nucellus wird von den Integumenten später völlig umhüllt, zunächst vom inneren, dann noch vom äußeren. Das innere Integument besitzt zur Zeit, wo die Eianlage vollzogen ist, eine innere Epidermis, die durch starke Aufnahme von Farbstoffen sich auszeichnet. Endosperm wird reichlich entwickelt. Der Nucellus wird jedoch nicht gänzlich aufgebraucht, sondern ein kleiner Rest bleibt am unteren Ende erhalten. Derselbe ist in allen untersuchten Samenanlagen deutlich wahrzunehmen.

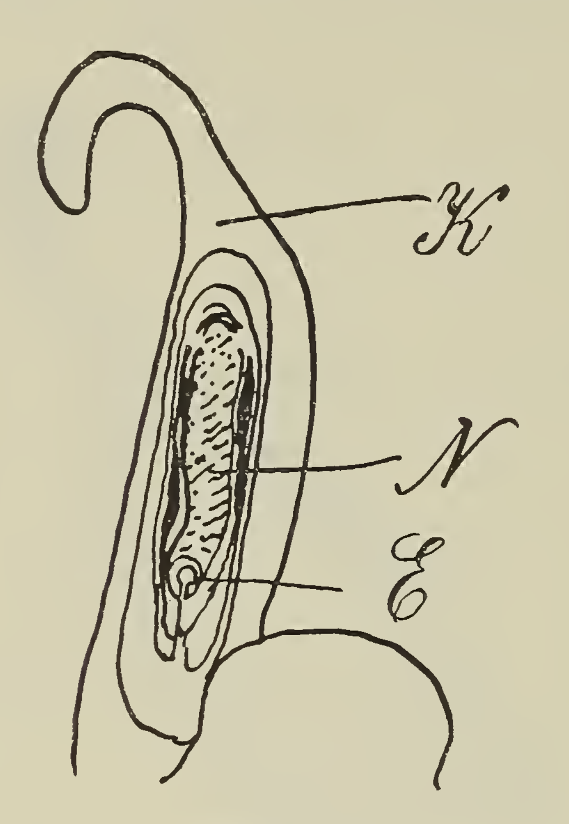


Fig. 56.
Cephalotus follicularis.
Samenanlage.
K = Karpell;
N = Nucellus;
E = Embryo.

Er bildet in jüngeren Stadien ein merkwürdiges stielartiges Gebilde, das besonders zwischen den beiden Integumenten hervortritt und gegen das untere Ende langgestreckte Zellen hat. Unterhalb dieses Nucellusrestes findet sich eine Hypostase, die beim reifen Samen als verkorkte zusammmengedrückte Zellpartie noch sichtbar ist.

Der Embryo ist zunächst kugelig, mit kurzem Suspensor. Im reifen Samen findet sich ein ziemlich kleiner vielzelliger Embryo, mit zwei kurzen, fleischigen walzenförmigen Kotyledonen; er ist gerade und ungefähr ein Fünftel so lang als das ganze Endosperm. (Fig. 57, 58.) Über Keimung und Keimpflanzen fanden sich nirgends Nachrichten vor.

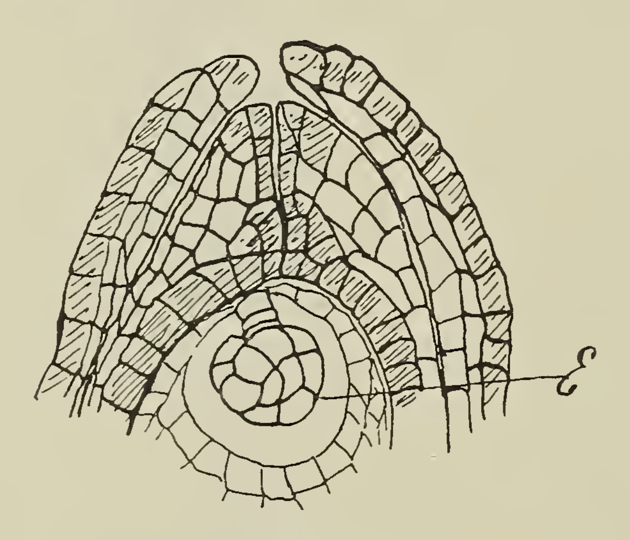


Fig. 57.
Cephalotus follicularis.
E = Samenanlage mit jungem Embryo.

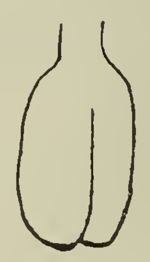


Fig. 58.
Cephalotus follicularis.
Reifer Embryo.

Wenn man die gewonnenen Resultate über Blüte und Samenentwickelung von Sarracenia und Cephalotus miteinander vergleicht, so findet man hier bedeutend weniger Ähnlichkeiten als bei Vergleichung der Schlauchblätter. Dagegen sind sehr wesent-

liche Verschiedenheiten zu konstatieren. Es ist sicher als solche anzusprechen, daß bei der Sarraceniablüte die Fünfzahl die vorherrschende ist, während bei Cephalotus die Sechszahl der Blütenbestandteile die Regel bildet. Man mag es ja für nebensächlich für die systematische Stellung halten, daß Sarracenia alle Blütenteile besitzt, also auch Kelch- und Blütenblätter (wenn man berücksichtigt, daß Heliamphora apetal ist), Cephalotus Apetalie zeigt; trotzdem sind doch noch solche auffallende Verschiedenheiten vorhanden, daß eine nahe systematische Verwandtschaft wenigstens sehr zweifelhaft erscheint. Zugegeben, daß auch die Apokarpie des Cephalotus und die Synkarpie der Sarracenia nicht grundlegend sind für eine systematische Trennung beider, da dieser Charakter auch innerhalb einer und derselben Familie variieren kann (wie bei den Nymphaeaceen), so kommt doch meines Erachtens eine wohl zu beachtende Verschiedenheit beider darin zustande, daß in Bezug auf Samenentwickelung Sarracenia trotz der Choripetalie auffallende Ähnlichkeiten mit sympetalen Pflanzen zeigt, wie das eine dicke fleischige Integument und der kleine Nucellus, während Cephalotus den typischen Charakter einer choripetalen Pflanze in der Entwickelung der Samen zeigt: zwei wohlausgebildete Integumente und einen normal großen Nucellus. Es wäre darum wohl auch darauf Rücksicht zu nehmen, daß die vielen Verschiedenheiten, wie sie auch in Ausbildung der ganzen Samen, z. B. Bildung von vielen Samen bei Sarracenia, sechs (normalerweise) bei Cephalotus, Bildung einer Samenkapsel bei jener, von Balgfrüchten bei dieser Pflanze, Verschiedenheit der Art, wie die Samen verstreut werden usw., selbst wenn sie im einzelnen nicht maßgebend sein mögen, in ihrer Gesamtheit doch auf eine Verschiedenheit der verwandtschaftlichen Stellung, nicht eine nahe systematische Verwandtschaft schließen lassen.

Stellung im System.

Die Stellung der Sarracenieen und des Cephalotus im System war von jeher eine unsichere und strittige. Bentham und Hooker[1]) stellen die Sarraceniaceae zwischen die Nymphaeaceen und Papaveraceen, Baillon macht sie zu einer Abteilung der Nymphaeaceen selbst, bezweifelt allerdings selbst, ob diese Stellung berechtigt ist. Planchon findet die meisten Beziehungen mit den Pirolaceen; Eichler tritt ihnen allen entgegen, denn, sagt er: „Ich weiß nicht, was sie mit diesen Gruppen besonders gemeinsam haben sollen. Die schirmförmige Ausbreitung des Griffels von Sarracenia, auf welche sich Bentham und Hooker berufen, ist doch von einer so untergeordneten Bedeutung und nicht einmal bei den Sarracenieen konstant, wenn aber diese Autoren weiter sagen: ‚Ordo differt ceteris omnibus Thalamiflori polyandris (dabei von den Polycarpicae abgesehen) vel perianthii aestivatione vel characteribus carpicis', so ist mir dieser Ausspruch unbegreiflich, da beides geradeso bei sehr vielen der betreffenden Familien sich wieder-

---

[1]) Eichler, Blütendiagramme. II. p. 226f.

findet. Allerdings weichen die Sarracenieen von den Droseraceen ab durch ihr gefächertes Ovar, allein sowohl bei letzteren selbst als in manchen anderen Familien der gegenwärtigen Reihe findet sich parietale und axiale Plantation nebeneinander und überdies sind bei Sarracenia die Fächer oft nicht vollständig. Betreffend aber die Stellung der Karpiden, die bei den Droseraceen im Falle von Isomerie epipetal ist, so findet sich diese auch bei Darlingtonia wieder, und wenn sie bei Sarracenia über den Kelchblättern stehen, so ist das nur eine uns schon mehrfach begegnete und auch in den folgenden Familien oft noch zu konstatierende Variation, welche der Verwandtschaft nicht im Wege steht. In der Tat sehe ich gegenüber den Droseraceen lediglich nur in der Polyandrie der Sarracenia einen Unterschied; hierin aber bieten eben Dionaea und auch Drosophyllum eine Vermittlung. Dionaea nähert sich zugleich den Sarracenieen einigermaßen durch ihre Blattbildung; denken wir uns ihren breiten geflügelten Blattstiel röhrig zusammengeschlossen, so wird eine der Sarracenia nicht unähnliche Gestalt zustande kommen."[1])

Decandolle[2]) hält die Sarracenieen für Verwandte der Papaveraceae und Droseraceae, findet aber auch in einzelnen Eigenschaften eine Beziehung zu den Pyrolaceae und Monotropeae,[3]) von denen sie sich (nach ebendemselben) freilich unterscheiden durch ihre freien Blütenblätter und Staubblätter, die hypogyn sind, sowie durch den endospermreichen Samen und die Form des Embryo.[4])

Le Maout et Descaine[5]) finden eine Ähnlichkeit mit den Papaveraceen in der Hypopetalie, Polyandrie, den zahlreichen Samenanlagen, der Kapselfrucht, dem fleischigen Endosperm, dem sehr kleinen Embryo. Dem stellen sich freilich auch eine Reihe von Verschiedenheiten seitens der Papaveraceen gegenüber: der ganze Habitus (port), der eigentümliche Saft (suc propre), der hinfällige doppelte Kelch (calyce caduc dimère), das einfächrige Ovar mit wandständiger Plazentation. Den Nympheaceae sollen sie sich (nach denselben) verbinden durch dieselben Analogien, ferner die dem Rhizom entspringenden Blätter, den einblütigen Stiel und ihren Aufenthalt im Wasser usw. Ein Unterschied findet sich aber in den zahlreichen Petalen, die in mehreren Kreisen stehen, ihre Plazentation, die ungestielte Narbe usw. Bemerkt wird dann bei den angeführten Autoren noch: Man hat die Sarraceniaceen auch gestellt zu den Droseraceen, Pyrolaceen, Nepentheen, Cephaloteen.

Macfarlane ist geneigt,[6]) die Sarraceniaceen samt den Nepenthesarten von einem gemeinsamen Typus abzuleiten, dessen

---

[1]) Vergl. Baillon, Adansonia. IX. p. 331: Über Entwickelung der Blätter von Sarracenia.

[2]) Decandolle, Prodromus. XVII. 1873. p. 1 ff.

[3]) Planchon in Hook. Lond. Journ. 5. p. 253. Fl. sar. sub. t. 1074.

[4]) Schnizlein ic. t. 161 et 185.

[5]) Le Maout et Descaine: Traité générale de bot., 408. Paris 1868.

[6]) Macfarlane a. a. O. p. 425.

Nachkommen sich somit in den Nepenthesarten einerseits, den Sarraceniaceen andererseits in zwei verschiedenen Richtungen entwickelt haben sollen.

Engler[1]) stellt die Sarraceniaceen als eine eigene Reihe auf, und zwar zwischen die Rosales und Rhoeadales.

So ist die Stellung der Sarraceniaceen immer noch eine zweifelhafte. Dasselbe gilt von dem nur in einer einzigen Art bekannten Cephalotus.

Robert Brown[2]) weist bezüglich des Cephalotus auf Kapitän Flinder hin, der denselben schon auf seiner Reise nach Australien beschrieben hat, aber in unzureichender Weise, wenn auch vollständiger als M. Labillardière. Namentlich bedurfte die Beschreibung der reifen Frucht einer Ergänzung. Brown bekam die erste reife Frucht 1815 zu Gesicht. Es mag nicht uninteressant sein, seine Beschreibung derselben hier wörtlich anzuführen:

Akenia membranacea, insecta parva alis conniventibus quodammodo referentia, perianthio parum aucto staminibusque persistentibus cincta iisque sesquilongiora, fere distincta, ipsa basi, ubi receptaculo communi inserta, post separationem intus aperta ibique e membrana simplici crassiuscula imberbi nitente formata, supra clausa et e duplici membrana conflata, harum exterior dense barbata, pilis longis, strictis, acutis, deflexis, stylo persistenti brevi arcte reflexo rostrato; membrana seu lamella interior tenuis, intus quandoque dehiscens.

Semen unicum (rarissime duo), basi cavitatis membranae interioris insertum, oblongo-ovale, teres, funiculo umbilicali brevi juxta basin affixum. Integumentum duplex; testa membranacea laxiuscula, raphe tenui laterali et apice chalazâ parvâ insignita; Membrana interior tenuis separabilis. Albumen semini conforma, album, carnosum, subfriabile, e materia oleosa cum granulis minutis mixta constans. Embryo parvus, in basi axeos albuminis, teretiusculus, albus, rectus, albumine 4—5 ies brevior.

Cotyledones breves, plano-convexae; radicula teres basin seminis attingens. Receptaculum commune fructus: tuberculum centrale, parvum, brevissimum, subcylindricum, cuius lateribus bases apertae akeniarum adnatae sunt, apice convexiusculo barbato.

Auf Grund dieser seiner Beschreibung des Embryo und der Frucht ist Brown nicht geneigt, Cephalotus zu den Rosaceen zu stellen wie Labillardière. Auch M. de Jussieu (1818) schlug vor, den Cephalotus von den Rosaceen zu trennen und fügt ihn den Crassulaceen an, besonders wegen der Art der Frucht (Achene) und deren Insertion am Blütenboden. Doch nimmt Jussieu schon eine eigene Familie der Cephalotaceae an. Cephalotus unterscheidet sich von den Crassulaceae durch seinen kleinen Embryo und sein reichlicheres Endosperm. Von den Francoaceae unterscheidet sich Cephalotus durch Abwesenheit von Staminodien, die Einsamigkeit und die getrennten Achenen. Nach Jussieu sind Cephalotus und Nepenthes nahe verwandt. Die mit Deckelkannen versehenen, insektivoren Pflanzen: Cephalotus, Nepenthes, Sarracenia gehören, wie derselbe meint, ja nahe zusammen, dennoch nimmt er für jede eine eigene natürliche Familie an. Eine sichere Stellung wagt er, wie man sieht, dem Cephalotus nicht zu geben.

---

[1]) Engler, Natürl. Pflanzenfamilien. III, 2a und Nachtrag. p. 348 ff.

[1]) Brown, Rob., Remarks on the structure and affinities of Cephalotus (1832) und The miscell. botanical works. Vol. II. 1867. p. 355 ff.

M. Ad. Brongniard hat Nepenthes zu den Cytineen gestellt, Prof. Link (1829) dieselben als eine Sektion der Aristolochiae bestimmt, Dr. Bartling und Mr. Lindley (1830) haben sie zu einer eigenen Familie gemacht. Von den Cytineen unterscheidet sich aber Nepenthes besonders durch seine Spiralgefäße, die bei Nepenthes sehr häufig sind und an Stellen vorkommen, wo sie bei Dikotylen sonst fehlen. Ein dichter Ring von solchen existiert nämlich zwischen dem äußeren Parenchym und dem Holz im Stamme, ferner kommen Spiralgefäße im Blattgewebe, in den Kannen, im Kelch und den Samenkapseln, auch den Blattadern vor, und sie sind oft von beträchtlicher Länge. In dieser Hinsicht besteht nun tatsächlich eine Ähnlichkeit mit dem Cephalotus; bezüglich der Fruktifikation aber ist zwischen Cephalotus, Nepenthes und Sarracenia, wie Rob. Brown schon bemerkte, nur sehr wenig Ähnlichkeit vorhanden. Das einzige gemeinschaftliche Merkmal, meint er, ist dies, daß es Dikotylen sind. Gewiß ein Merkmal, das noch bei vielen anderen Familien vorhanden ist! Brown meint weiter, daß wegen der Schläuche noch die meiste Ähnlichkeit zwischen Nepenthes und Cephalotus bestehe, aber er verwahrt sich dagegen, als wolle er eine Zusammengehörigkeit beider damit folgern. Tatsächlich sind auch die Schläuche von Cephalotus und Nepenthes nicht miteinander zu vergleichen.

Le Maout et Decaisne[1]) lassen die systematische Stellung von Cephalotus ebenfalls unentschieden. Gehört er zu den Crassulaceen? Eine Verwandtschaft könnte gefolgert werden aus den perigynen Staubblättern, die in doppelt so großer Zahl vorhanden sind wie die Petalen (wenn man im Plan der Blüte eine Krone annimmt, die aber fehlt), ferner aus den getrennten Karpellen, dem in Endosperm gelagerten Embryo. Freilich stehen diesen Ähnlichkeiten mindestens ebensoviele Verschiedenheiten entgegen; die Dimorphie der Blätter, die alle am Rhizom stehen, die Dehiscenz der Frucht, der einzählige Same, die Menge des Endosperms usw., wie sie bei Cephalotus vorkommen.

Wenn dieselben Autoren Ähnlichkeiten beim Cephalotus mit den Saxifragaceen finden, so ist das nicht verwunderlich. Stellt man doch (und hat man das auch früher getan) vieles zu dieser Gruppe, was sich sonst nicht leicht unterbringen läßt. Doch dürfte die Apetalie, die auch dem Chrysosplenium eignet, kaum ein hinreichender Grund sein, Cephalotus den Saxifragaceen anzugliedern.

Gewiß bestehen manche Ähnlichkeiten auch zwischen Cephalotus und den Rosaceen wie Labillardière meinte, besonders Dryas, Geum usw., welche Achenenfrüchte haben mit einem Ovulum, perigyne Staubblätter und freie Karpelle in der Blüte zeigen; aber dem stehen entgegen: das Fehlen von Endosperm bei den Rosaceen, das Vorhandensein von Nebenblättern bei ihnen, die Polyandrie, die zahlreichen Karpelle u. dergl.

Noch fand man Beziehungen mit den Ranunculaceen. Und es war ja naheliegend, die freien Karpelle, das eine Ovulum, das

[1]) Le Maout et Descaine, Traité générale. p. 267.

reichlich vorhandene Endosperm, den kleinen Embryo als Eigenschaften anzusehen, die eine Verwandtschaft beider beweisen. Aber in Hinsicht auf den vielblättrigen Kelch, die hypogyne Insertion, die Polyandrie, die vielen Fruchtblätter, die Beschaffenheit des Endosperms bei den Ranunculaceen mußte die Verwandtschaft doch zweifelhaft erscheinen.

Auch Eichler[1]) stellt für den Cephalotus eine eigene Familie auf, ohne dem Vorgehen von Bentham und Hooker zu folgen, welche ihn den Saxifragaceen unter den ,,genera anomala" anhängten. Bei Baillon figuriert er als Typus einer eigenen Untergruppe der Saxifragaceen.[2]) Decandolle stellt ihn unter die Rosaceen (XLI Tribus VI Sanguisorbae).[3])

Für die vorliegende Arbeit war die Frage die, welche verwandtschaftlichen Beziehungen bestehen zwischen Sarracenia und Cephalotus?

Bestehen überhaupt solche?

Goebel[4]) neigt zu der Ansicht, daß Sarracenia und Cephalotus sich systematisch nahestehen. Besonders auf Grund des Drüsenbaues beider (Nepenthes kann nicht in Vergleich gezogen werden) und Ausbildung der Gleitfläche scheint es ihm ,,höchst wahrscheinlich, daß Cephalotus auch systematisch den Sarracenieen sehr nahesteht".

Faßt man das Resultat der Untersuchung beider zusammen, so stehen einer Reihe von Analogien ebensoviele oder mehr Verschiedenheiten entgegen.

Die Ausbildung des Sprosses ist bei beiden wesentlich gleich, mehr oder weniger tief im Boden gelagerte Rhizome, deren anatomische Einzelheiten ebenfalls keinen durchgreifenden Unterschied erkennen lassen. Bei Cephalotus findet sich als besondere Eigentümlichkeit, wenn wir sie als solche bezeichnen können, eine sehr große Menge von Gerbstoffen eingelagert, und zwar in Zellen und Zellkomplexen, die sich unregelmäßig zwischen das Parenchymgewebe verteilen. Auch die Beschaffenheit, Zusammensetzung, Verteilung der Gefäßbündel und deren Elemente kann als durchgreifender Unterschied kaum zur Geltung kommen. Die in den Zellen in großen Mengen angehäuften Stärkekörner sind ebenfalls ziemlich gleich gebaut, bei beiden exzentrisch geschichtet.

Was die Drüsen anlangt, so besteht in dieser Beziehung eine auffallende Ähnlichkeit bei beiden Pflanzengattungen. Die kleinen Drüsen sind dem Wesen nach fast ganz gleich gebaut, durch Verkorkung vom umgebenden Gewebe abgegrenzt. Zucker konnte weder bei Cephalotus noch bei Sarracenia als Ausscheidungsprodukt nachgewiesen werden. Ein Unterschied könnte nur bei den vielzelligen großen Cephalotusdrüsen angenommen werden. Doch lassen sich dieselben infolge Vorhandenseins aller möglichen

---

1) Eichler, Blütendiagramme. II. p. 436.

2) Baillon, Histoire des pl. III. p. 337 ff. und p. 430.

3) Decandolle, Prodromus. II. 1825. p. 591.

4) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. p. 115, 211.

Übergänge und Zwischenformen nicht unschwer als eine Weiterbildung der Drüsen vom „Sarraceniatypus" erklären. Ganz auffallend ist ferner die Ausbildung des Blattes für den Zweck des Insektenfanges. Hier wie dort die oben näher bezeichneten Zonen, die auch im Bau nicht wesentlich differieren. Auch die Rotfärbung der Kannen bezw. Schläuche ist beiden Pflanzen gemeinsam. Diese Ähnlichkeiten sind es denn wohl auch vor allem gewesen, welche zu der Annahme veranlaßt und verlockt hat, Cephalotus und Sarracenieen nicht bloß als biologisch, sondern auch als systematisch einander nahestehende Formen zu bezeichnen. Gleichwohl haben aber viele Systematiker den Cephalotus im System den Sarracenieen nicht angegliedert. Es wäre ja gewiß begrüßenswert, wenn es gelänge und möglich wäre, die insektenfangenden Formen nicht bloß als biologisch, sondern auch als systematisch verwandt erklären zu können.

Doch stehen dem im Blütenbau der Samenentwickelung große Verschiedenheiten entgegen, die doch zu schweren Bedenken Veranlassung geben, ob eine systematische Verwandtschaft vorliegt.

Gewiß kann die Apetalie allein nicht maßgebend sein, zumal unter den Sarracenieen auch Heliamphora apetal ist.

Die Blüte der Sarracenieen weist Kelch, Krone, Staubblätter und fünf miteinander verwachsene Fruchtblätter auf. In der Blüte herrscht, abgesehen von den Staubblättern, die Fünfzahl vor. Bei Cephalotus ist die Sechszahl in den Blütenteilen die Norm. Die Krone fehlt.

Die Ausbildung des Griffels bei Sarracenia als schirmartiges Organ fällt nicht besonders ins Gewicht, zumal da die anderen Gattungen der Sarracenieen ebenfalls eines solchen Schirmes entbehren. Anormalerweise kommt auch bisweilen bei Sarracenia eine solche Verbreiterung der Karpelle zu einem Schirm nicht vor.

Die Stamina sind bei den Sarraceniaarten schaukelnd ohne drüsenartigen Anhang an den Antheren; die beiden Antherenhälften sind meist ziemlich weit herunter miteinander verwachsen. Die Anthere des Cephalotus zeigt ein drüsenartiges Gebilde oben nach hinten zu. Die Form der Antheren selbst weicht auch äußerlich von der der Sarracenieen ab. Auch sind die Antheren bei Cephalotus verschieden lang in zwei deutlichen Kreisen angeordnet. Die Pollenkörner beider sind verschieden in ihrer Form. Wichtiger ist der Unterschied in den Fruchtblättern. Das Gynäceum ist bei den Sarracenieen synkarp, bei Cephalotus apokarp. Aber gibt man selbst zu, daß diese Verschiedenheit ja auch bei anderen Familien statthat (vergl. Nymphaeaceen), so sind noch weitere Verschiedenheiten in der Samenentwickelung vorhanden, die eine systematische Verwandtschaft sehr fraglich machen.

Es sei nur nochmals hingewiesen darauf, daß die Samenentwickelung bei Sarracenia sich dem sympetalen Typus nähert, obwohl sie choripetal ist, Cephalotus aber typische Samenentwickelung zeigt, wie sie dem choripetalen zu eigen ist. Dort ein

einziges fleischiges Integument, kleiner Nucellus, hier ein doppeltes Integument, normalgroße Ausbildung des Nucellus, der überdies am unteren Teile eine eigentümliche stielförmige Verlängerung zwischen den beiden Integumenten zeigt.

Gemeinsam ist beiden freilich ein kleiner Embryo, eingelagert in reichliches Endosperm. Bei Sarracenia verdrängt aber der Embryosack den ganzen Nucellus, bei Cephalotus bleibt ein kleiner Rest an der Chalaza übrig, der noch im reifen Samen (Perisperm?) erhalten ist.

Die Samen sind bei Sarracenia in großer Zahl vorhanden, bei Cephalotus findet sich nur je einer in jeder Balgfrucht; die Sarraceniasamen haben eine harte Schale mit flügelartigem Anhang, der Same wird entlassen, indem die Samenkapsel lokulizid sich öffnet. Die Cephalotussamen sind charakteristische Balgfrüchte, ausgebildet als Flugsamen mit häutiger Schale und langen Haaren.

Faßt man alle Ähnlichkeiten und alle Verschiedenheiten zusammen, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß letztere die ersteren bei weitem überwiegen. Selbst wenn man die kleineren Unterschiede unberücksichtigt läßt, dürfte von einer systematischen Verwandtschaft nicht die Rede sein. Ich meine aber, wo so große Unterschiede, besonders in Ausbildung und Entwickelung der Samenanlagen und Samen herrschen, müssen auch die scheinbaren Ähnlichkeiten zurücktreten. Ohne hier entscheiden zu wollen, welcher Gruppe Sarracenia und welcher Cephalotus beizufügen sei, möchte ich die Meinung aufstellen, trotz der biologischen Verwandtschaft und der äußeren Ähnlichkeit in den Blattorganen ist eine systematische Verwandtschaft nicht vorhanden.

Wichtigere Literatur.

Baillon, Comptes rendus. LXXI.

— Histoire des plants. III. 1872.

Bartram, W., Travels through North and South Carolina etc.; übersetzt von Zimmermann. Berlin 1793.

Batalin, Über die Funktion der Epidermis in den Schläuchen von Sarracenia und Darlingtonia. (Acta horti bot. Petropolitani. Tafel VII.)

Bentham, On the *Heliamphora nutans*, a new pitcher plant from British Guiana. (Transact. Linnean Society. Vol. XVIII.)

Bower, On Dr. Macfarlane's observations on pitchered insectivorous plants. (Ann. of Bot. IV. 1889—1891. p. 165.)

Brown, Robert, General remarks on the botany of terra australis. (Botanical works. I. p. 76.)

Chareyre et Heckel, Org. anat. des urnes du *Cephalotus foll.* (Comptes rend. Tafel CI. 1885.)

Darwin, Ch., Insectivorous plants. London 1875. Deutsch von Carus. Stuttgart 1876.

Decandolle, C., Prodromus. XVII. 1873. p. 4 ff.
— Prodromus. II. 1825. p. 591.
Dickson, Morphology of the pitcher of *Ceph. foll.* (Edinburgh bot. Soc. Vol. XIV. p. 172.)
— On the structure of the pitcher of *Ceph. foll.* (Journ. of Bot. XVI.)
Eichler, Blütendiagramme. Bd. II.
— Über die Schlauchblätter von *Ceph. foll.* (Jahrb. des bot. Gartens in Berlin. I. 1881. p. 193—197.)
Endlicher, Gen. nat. 185.
Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. 2. 1891.
— Nachtrag.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. 1891—1893.
Hamilton, A. G., Notes on the West-Australian pitcherplant *Cephalotus follicularis.* (Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. 1904.)
Hanstein, J., Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. (Bot. Zeitung. 1868. Nr. 43. p. 697 ff.)
Hener, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. (Flora. 1904.)
Inel, H. O., Studien über die Entwickelungsgeschichte von *Saxifraga granulata.* Nova acta Reg. Soc. Scientiarum Upsalensis. 1907.
Kurtz, F., Zur Kenntnis der *Darlingtonia californica.* (Verh. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg. Bd. XX. 1878.)
Labillardière, Specimen plant. nov. holl. 2. p. 7.
Lang, Fr. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwickelung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea.* (Flora. 1901.)
Macbride, J., On the power of *Sarracenia adunca* to entrap insects. (Transactions of the Linnean Society. Vol. VII. p. 48 f.)
Macfarlane, Observations on pitchered insectivorous plants. Part I. (Annals of Bot. III. p. 253 ff.)
— Observations on pitchered insectivorous plants. Part. II. (Annals of Botany. VII.)
Manry, Note sur l'ascidie du *Cephalotus follicularis.* La Bill. (Bull. de la Soc. bot. de France. 1887.)
Le Maout et Descaine, Traité générale de botanique. Paris 1868.
Mellichamps, Notes on *Sarracenia variolaris.* (Proceedings of the Americ. Assoc. 1874. Pt. 2.)
Nichols, Luise, The development of the pollen of Sarracenia. (Bot. Gazette. 1908. p. 31 ff.)
Ondemans, De bekerplanta. (Bot. Ztg. 1864.)
Pfeffer, Über fleischfressende Pflanzen und die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt. (Landw. Jahrbücher. 1877.)
— Pflanzenphysiologie. 1901.
Reinke, Sekretionsorgane. (Pringsheim Jahrb. X. 1876.)
Rees, H. und Will, H., Einige Bemerkungen über fleischfressende Pflanzen. (Bot. Ztg. XXXIII.)
Schimper, Notizen über fleischfressende Pflanzen. (Bot. Ztg. 1882. Nr. 14 und 15.)
Schenk, Handbuch der Botanik. Bd. I. p. 113. Die insektenfressenden Pflanzen von O. Drude. Breslau 1881.

Schwendt, W., Die Bedeutung der extranuptialen Nektarien für Pflanzen. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. XXII. 1907. Abt. 1. Heft 3.)

Shreve, The development and Anatomy of Sarracenia. (Bot. Gaz. Vol. XLII. 1906.)

Solereder, Systematische Anatomie der Pflanzen.

Torrey, On the *Darlingtonia californica* a new pitcher plant. (Smithsonian Contributions to Knowledge. Washington 1853.)

Zipperer, Beiträge zur Kenntnis der Sarraceniaceen. (Dissert.) München 1885.

